

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 88

1

ЯНВАРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА”

2003

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 88

№ 1—12



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

«НАУКА»

2003

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ОТДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Главный редактор

Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Т. В. Егорова (*зам. главного редактора*), Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина,
Ю. В. Гамалей, Ч. Джеффри (Лондон), П. Л. Горчаковский, С. Г. Жилин, В. С. Ипатов,
Л. И. Орёл, М. Г. Пименов, Б. А. Юрцев, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief

R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
T. V. Egorova (*Associate Editor*), N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina,
Yu. V. Gamaley, P. L. Gorchakovskiy, Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov,
L. I. Oryol, M. G. Pimenov, B. A. Yurtsev, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Л. Н. Андреев (Москва), И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток),
З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск),
Г. Ш. Нахуцишвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

L. N. Andreev (Moscow), I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok),
Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk),
G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**

Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *Е. Г. Коленова*

Корректоры *Ю. Б. Григорьева* и *Н. И. Журавлева*

Компьютерная верстка *Л. Н. Напольской*

Министерство печати и массовой информации РФ

рег. № 0110163 от 04.02.93

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 87, № 12: 24.12.2002

Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 25.12.2002. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.

Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.3. Уч.-изд. л. 16.6. Тираж 450 экз. Тип. зак. № 576. С 4

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН

199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1. main@pauka.nw.ru «Ботанический журнал». Телефон (812)328-62-91

Санкт-Петербургская типография «Наука» РАН. 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

УДК 581.821:582.734

© L. I. Lotova, A. C. Timonin

**ANATOMY OF CORTEX AND SECONDARY PHLOEM OF ROSACEAE.
14. COLEOGYNE AND KAGENECKIA**Л. И. ЛОТОВА, А. К. ТИМОНИН. АНАТОМИЯ ПЕРВИЧНОЙ И ВТОРИЧНОЙ КОРЫ ROSACEAE.
14. COLEOGYNE И KAGENECKIA119899 Moscow, Vorobyevy Gory
Lomonosov Moscow State University, Dep. of Biology
E-mail: timonin@herba.msu.ru
Received 22.05.2001

The bark anatomy of *Coleogyne ramosissima* shows its remote affinity to *Kerrieae*, though some common characters especially with bark of *Rhodotypos* are revealed. It does not confirm erecting subfamily *Coleogynoidae* because shared characters are numerous to arrange *Coleogyne* nearby *Cercocarpus*. *Kageneckia* sharply contrasts with *Quillaja* in its bark pattern and bears similarities to *Vauquelinia* species of tribe *Lindleyeae* from subfamily *Maloideae*. It differs, however, from all members of the subfamily in casual simple sieve plates. The difference interferes with its inclusion into anyone recognised maloid's tribe and makes the genus to be held as aberrant member of the subfamily.

Key words: bark, cortex, secondary phloem, anatomy, *Coleogyne*, *Kageneckia*, *Adenostomeae*, *Kerrieae*, *Cercocarpeae*, *Quillajeae*, *Maloideae*.

The genus *Coleogyne* used to be placed nearby the genus *Cercocarpus* (Focke, 1894; Takhtajan, 1987; Kalkman, 1988; Hegi, 1995) as members of the tribe *Cercocarpeae* of subfamily *Rosoideae* but Schulze-Menz (1964) transferred it to the tribe *Kerrieae* while Takhtajan (1997) arranged monotypic subfamily *Coleogynoidae* for the genus.

The genus *Kageneckia* was usually allied with genus *Quillaja* (Kalkman, 1988) both ranging from members of tribe *Quillajeae* of subfamily *Spiraeoideae* (Focke, 1894; Hegi, 1995) to members of separate subfamily *Quillajoideae* (Goldblatt, 1976; Challice, 1981; Thorne, 1983; Takhtajan, 1987). Takhtajan (1997) positioned it into separate tribe *Kageneckieae* which he considered a member of subfamily *Pyroideae* (= *Maloideae*) closer related to the tribe *Lindleyeae*, however.

Takhtajan's late taxonomical decisions are worth to being tested with data that have been ignored by taxonomists so far. Such data can be anatomies of the cortex and secondary phloem as evidenced by us elsewhere (Lotova, Timonin, 1999a, b; Lotova, Timonin, 2002).

Materials and methods

The barks of *Coleogyne ramosissima* Torr. and *Kageneckia* sp. were sampled from voucher specimens from Herbarium of Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Science (LE) («Southern Utah, Northern Arizona, &c. No. 139 *Coleogyne ramosissima* Torr. Coll. Dr. E. Palmer. 1877») and Herbarium of Lomonosov Moscow State University (MW) («*Kageneckia* Chile, Provincia de Santiago, Quebrada de la Plata (Maipú) 1968 13/02. Oleg Zalensky»), respectively. The samples were softened with glycerol—alcohol—water (1:1:1) medium at 40 °C for a month before sectioning. Hand razor sections were successively treated with phloroglycinol and hydrochloric acid or stained with 5 %

alcoholic iodine and examined with light microscope. All the measurements were directly taken from the slides with calibrated ocular micrometer. The illustrations were drawn with camera lucida RA—6.

Results

Coleogyne ramosissima

Spiny evergreen divaricate shrub 0.5—5 m tall.

Biennial branch bears circular rhytidome (fig. 1, A). The thin-walled phellem cells range from outer colourless unflattened to inner brown tangentially flattened ones. Nearly continuous fibre ring adjoins the inner periderm and is separated from the outer periderm by highly destroyed soft tissue where cells are hardly distinguishable. Some parenchyma cells with calcium oxalate prism accompany externally the fibre ring. Zone of the inner phloem 0.007—0.013 mm thick is traversed by thin ring of underdeveloped fibres (fig. 1, A). The soft phloem constituents are very deformed due, perhaps, to desiccating of the voucher specimen at hand. The sieve tubes are about 4 to 5 μm in crosssections and have simple sieve plates. 2—4-seriate rays are indistinctively visible in the phloem.

Spine is protected with two periderms and deformed parenchyma in between (fig. 1, B). The phellem consists of uniform thin-walled colourless unflattened cells. Few-fibred clusters are in the body of the parenchyma nearer to the inner periderm (fig. 1, B). The inner phloem is completely compressed.

Perennial branch is covered with multilayered phellem (fig. 1, C) of alternate zones of colourless unflattened cells and brown tangentially flattened ones, respectively. A bulk of secondary phloem fibres intersected with sclerified rays adjoins the outer periderm. Thin zone of destroyed soft elements is between the bulk and the inner periderm (fig. 1, C). Inner phloem is approximately 0.06 mm thick. The sieve tube members about $4 \times 80 \mu\text{m}$ have simple sieve plates (fig. 1, E). Crystalliferous phloem cells contain calcium oxalate prisms (fig. 1, E) and mostly neighbour the fibre masses. Numerous phloem parenchyma cells have neither crystals nor starch. Rays are heterogeneous (fig. 1, D) 2- to 3-seriate about 0.06 mm in width and 0.4 to more than 1.5 mm in height. Some ray cells contain calcium oxalate prisms.

Kageneckia sp.

Evergreen shrub up to 10 m tall.

Triennial branch is protected with periderm (fig. 2, A) covered by unidentified tissue remnants. The phellem tends to be stratified of 1-layered unflattened or radially elongate cells and 1- to 2-layered highly tangentially flattened ones. 1—3-layered discontinuous lamellar collenchyma underlays the periderm (fig. 2, A). Numerous cells with calcium oxalate polyhedron as well as 1- to 2-celled clusters of sclereids are scattered through deformed cortical parenchyma.

Distant clusters of the protophloem fibres alternate with ray parenchyma or fibre sclereids. The phloem is about 0.40 mm thick, its inner ~ 0.15 —0.20 mm zone is conducting phloem (fig. 2, A). 1 to 2 discontinuous rings of secondary phloem fibres are developed in the outer nonconducting phloem. Small masses of completely compressed soft phloem neighbour the rings both internally and externally. Very many soft phloem constituents are tangentially flattened (fig. 2, B). This might be a result of specimen desiccating. The constituents tend to be in radial files.

The sieve tube members are near $7 \times 20 \mu\text{m}$ in crosssections and 190—220 μm in lengths. The sieve plates are both simple and compound of 3—9 sieve areas (fig. 2, E); the two co-occur in some members. The phloem parenchyma cells with calcium oxalate prisms (fig. 2, D) are scant and usually associated with the fibres (fig. 2, B). Bulky

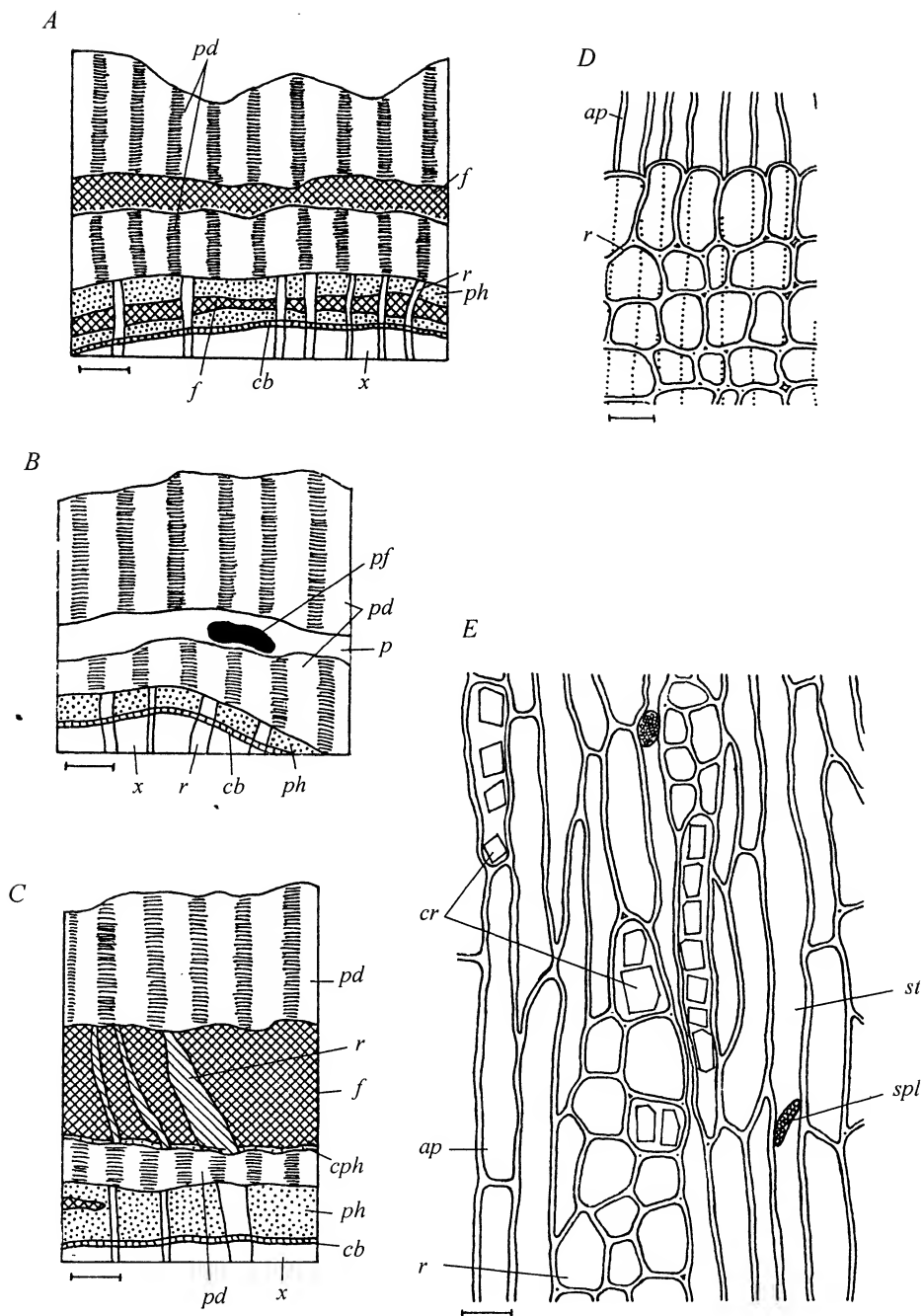


Fig. 1. *Coleogyne ramosissima* bark.

A — scheme of the bark in biennial branch, crosssection; B — scheme of the bark in spine, crosssection; C — scheme of the bark in perennial branch, crosssection; D — secondary phloem, radial section; E — secondary phloem, tangential section. *ap* — axial phloem parenchyma; *cb* — cambium; *cph* — compressed phloem; *cr* — calcium oxalate crystal; *f* — secondary phloem fibres; *p* — parenchyma; *pd* — periderm; *pf* — protophloem fibres; *ph* — soft phloem; *r* — ray; *spl* — sieve plate; *st* — sieve tube; *x* — xylem. Bar: A—C — 0.1 mm; D, E — 0.01 mm.

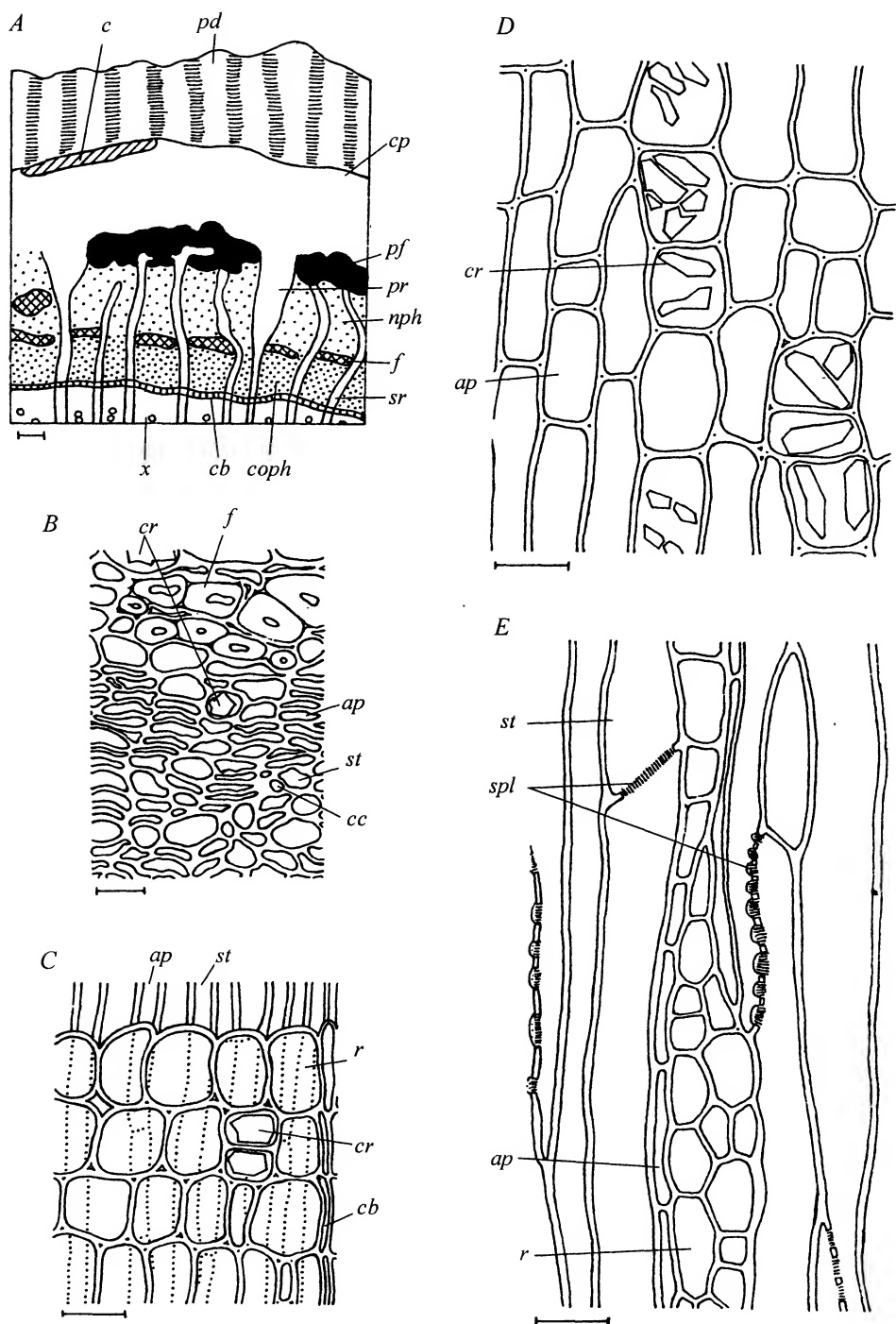


Fig. 2. *Kagineckia* sp. bark in triennial branch.

A — scheme of the bark, crosssection; B — conducting secondary phloem, crosssection; C — conducting secondary phloem, radial section; D — nonconducting secondary phloem, tangential section; E — conducting secondary phloem, tangential section. c — collenchyma; cc — companion cell; coph — conducting phloem; cp — cortical parenchyma; np — nonconducting phloem; pr — primary ray; sr — secondary ray; see fig. 1 legend for other explanation. Bar: A — 0.1 mm; B—E — 0.01 mm.

parenchyma cells contain neither crystals nor storage starch (fig. 2, B, D, E). The rays are homogeneous (fig. 2, C), 2(3)-seriate (fig. 2, E), up to 25 cells in height; some ray cells contain calcium oxalate prisms (fig. 2, C). Primary rays are dilated (fig. 2, A).

Discussion

The state of material of *Coleogyne ramosissima* we had at our hands does not allow us to reveal with confidence some important characters of its bark. The site the first phellogen arises in the branch is a feature of paramount taxonomical importance in the family *Rosaceae* (Lotova, Timonin, 1998 etc.). The youngest branch we have investigated is too advanced to recognize the site of the first phellogen origin (fig. 1, A), however. Yet, the anatomy of the spine could throw light on the subject. The clusters of fibres which are scattered through the balky parenchyma between two periderms (fig. 1, B) must be a protophloem. If so, the first phellogen must have developed in the epidermis or somewhere in the outer cortex. Peripheral first phellogen contrasts with phellogen developing in the endodermis in *Neviusia alabamensis* A. Gray and arrested phellogen developing in the pericycle in *Kerria japonica* DC. (both from the tribe *Kerrieae*) but it is similar with the first phellogen of subepidermal origin inherent in both *Rhodotypos* sp. sp. (*Kerrieae*) and *Cercocarpus parvifolius* Nutt. (*Cercocarpeae*) (Lotova, Timonin, 1999b).

Coleogyne's bark differs from those of all *Kerrieae* members in formation of rhytidome, stereom architecture, exclusively simple sieve plates, calcium oxalate prisms in axial phloem parenchyma cells, and heterogeneous rays. It shares with the bark of *Cercocarpus* stratified phellem, rhytidome, masses of compressed soft phloem, simple sieve plates, calcium oxalate prisms in axial phloem parenchyma cells, and heterogeneous 2- to 3-seriate rays (Lotova, Timonin, 1999b). The differences between the two are plainly visible, however. Phelloids typical of *Cercocarpus's* phellem are absent in the *Coleogyne's* phellem. The rhytidome is circular in *Coleogyne* and scaly in *Cercocarpus*. Massive rings of the secondary phloem fibres preclude the phloem from dilating in the former genus while diffuse dilatation of the phloem is quite evident in the latter one due to highly discontinuous tangential layers of the secondary phloem fibres. Compressed soft phloem seems to be much more developed in *Cercocarpus* than in *Coleogyne*.

Therefore, *Coleogyne's* bark completely concurs anatomically with neither *Cercocarpus's* nor *Kerrieae's* ones.

The bark of *Coleogyne* has a set of characters in common with that of *Adenostoma fasciculatum* Hook. et Arn. (Lotova, Timonin, 2000) which used to be placed into the tribe *Cercocarpeae* (Focke, 1894); it has been held as a member of tribe *Adenostomeae* since 1960s (Schulze-Menz, 1964; Takhtajan, 1987, 1997; Kalkman, 1988; Hegi, 1995). Architectures of the rhytidomes and secondary phloems are strikingly similar. Yet, the first phellogen develops in the endodermis and subsequent phellogens arise just externally to the rings of secondary phloem fibres in *Adenostomeae* but the first phellogen seems to differentiate in the outer cortex or epidermis and subsequent ones must appear just internally to the rings of secondary phloem fibres in *Coleogyne*. Besides, *Adenostoma* has both simple and compound sieve plates, fairly homogeneous rays, and no crystalliferous axial phloem parenchyma.

In sum, *Coleogyne* is evidenced by its bark anatomy to be closer related to *Cercocarpus* though placement of two genera into the same tribe is arbitrary. The rank of subfamily *Coleogynoideae* (Takhtajan, 1997) is likely to be exaggerated.

Kageneckia sp. shares peripheral first phellogen with *Quillaja brasiliensis* Mart. (Lotova, Timonin, 1999a) but many characters of its bark are rather different from their counterparts in the latter species. Compound sieve plates, prismatic crystals of calcium oxalate, homogeneous rays inherent in *Kageneckia* are dissimilar with exclusively simple sieve plates, styloids of calcium oxalate, and heterogeneous rays typical of *Quillaja*. Even occasional simple sieve plates of *Kageneckia* basically differ from those of *Quillaja* as

the latter have unique to rosaceous giant sieve pores. Therefore, two genera are unlikely to be closely related.

Epidermal or subepidermal origin of the first phellogen, architectures of the cortex and secondary phloem, radial files of flattened elements of the secondary phloem, compound sieve plates with rather numerous sieve areas, calcium oxalate patterning, and homogeneous rays are all similar with those revealed in some *Vauquelinia* species (Lotova, Timonin, 2002). The simple sieve plates occurring in *Kageneckia* sharply contrasts, however, with compound plates with numerous sieve areas which must be characteristic of the tribe *Lindleyeae* and whole subfamily *Maloideae*. So, the genus could be held in separate tribe *Kageneckeae* nearby *Lindleyeae* (Takhtajan, 1997) as the deviating member of subfamily *Maloideae*.

Acknowledgements

We are grateful to Dr. V. V. Nikitin, LE, for providing us with the samples of *Coleogyne ramosissima* and to Dr. I. A. Gubanov, MW, for permission to sample voucher specimen of *Kageneckia* sp. The financial support from the Russian Foundation for Basic Research is greatly appreciated.

LITERATURE CITED

- Challice J. S. Chemotaxonomic studies in the family *Rosaceae* and the evolutionary origins of the subfamily *Maloideae* // *Preslia*. 1981. Vol. 53. N 4. P. 259—289.
- Focke W. O. *Rosaceae* // Engler A., Prantl K. A. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. Teil 3. Abt. 3. S. 1—61.
- Goldblatt P. Cytotaxonomic studies in the tribe *Quillajeae* (*Rosaceae*) // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 1976. Vol. 63. N 2. P. 200—206.
- Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin a. o., 1995. Bd 4. Teil 2A. *Spermatophyta: Angiospermae: Dicotyledones* 2(2). X + 693 S.
- Kalkman C. The phylogeny of the *Rosaceae* // *Bot. J. Linn. Soc.* 1988. Vol. 98. N 1. P. 37—59.
- Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae* 2. *Spiraeoideae* except *Spiraeaceae* and *Lyonothamneae* // *Bot. J. (St. Petersburg)*. 1998. Vol. 83. N 9. P. 14—27.
- Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 3. *Quillajeoideae* // *Bot. J. (St. Petersburg)*. 1999a. Vol. 84. N 2. P. 34—41.
- Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 5. *Kerrieae** and *Cercocarpeae* // *Bot. J. (St. Petersburg)*. 1999b. Vol. 84. N 9. P. 10—20.
- Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 6. *Rubeeae* and *Adenostomeae* (*Rosoideae*) // *Bot. J. (St. Petersburg)*. 2000. Vol. 85. N 11. P. 21—28.
- Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 13. *Maloideae* // *Bot. J. (St. Petersburg)*. 2002. Vol. 87. N 10. P. 31—53.
- Schulze-Menz G. K. *Rosaceae* // Engler A. *Syllabus der Pflanzenfamilien*. 13. Aufl. Berlin, 1964. Bd 2. S. 209—218.
- Takhtajan A. *Systema magnoliophytorum*. Leningrad, 1987. 439 p. (in Russ.).
- Takhtajan A. *Diversity and classification of flowering plants*. New York, 1997. X + 643 p.
- Thorne R. F. Proposed new realignments in the angiosperms // *Nordic J. Bot.* 1983. Vol. 3. N 1. P. 85—117.

РЕЗЮМЕ

Анатомия коры *Coleogyne ramosissima* свидетельствует об отсутствии близкого родства этого рода с представителями трибы *Kerrieae*, хотя у них имеются некоторые общие признаки, особенно с *Rhodotypos*. Выделение монотипного подсемейства *Coleogynoideae* не подтверждается из-за многочисленных сходств в анатомии коры между *Coleogyne* и *Cercocarpus*, что позволяет сближать эти два рода. По строению коры *Kageneckia* резко отличается от *Quillaja* и проявляет сходство с *Vauquelinia* (триба *Lindleyeae* из подсемейства *Maloideae*). Она, однако, отличается от всех представителей этого подсемейства наличием простых ситовидных пластинок, что не позволяет включить ее ни в одну из признаваемых триб яблоневых и заставляет считать уклоняющимся членом данного подсемейства.

УДК 581.657.24:575.22:576.316

© О. В. Юрцева, Т. Е. Крамина

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВИДОВ ПОДСЕКЦИИ *POLYGONUM* РОДА *POLYGONUM* (*POLYGONACEAE*) В СВЯЗИ С ВОЗМОЖНОЙ ГИБРИДИЗАЦИЕЙ

O. V. YURTSEVA, T. E. KRAMINA. VARIABILITY OF SPECIES OF THE SUBSECTION *POLYGONUM* OF THE GENUS *POLYGONUM* (*POLYGONACEAE*) IN CONNECTION WITH THEIR POSSIBLE HYBRIDIZATION

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Воробьевы горы, биологический факультет МГУ, кафедра высших растений
Факс: (095) 939 18 27

E-mail: yurtseva@herba.msu.ru; Kramina@herba.msu.ru
Поступила 27.12.2001

Приведены результаты изучения изменчивости морфологических признаков и чисел хромосом в популяциях *Polygonum aviculare*, *P. calcatum*, *P. arenastrum*, *P. neglectum* subsp. *neglectum* и *P. neglectum* subsp. *rectum*. Применены одномерные и многомерные методы анализа: метод главных компонент, дискриминантный анализ, сравнение структуры корреляционных матриц. Полученные результаты интерпретируются как возможное косвенное доказательство межвидовой гибридизации в подсеке. *Polygonum* и гибридного происхождения *P. arenastrum* и *P. neglectum*.

Ключевые слова: *Polygonum*, изменчивость, гибридизация, многомерный анализ, структура корреляционных матриц, хромосомные числа.

Однолетние виды *Polygonum* L. (*Polygonaceae*) секц. *Polygonum* подсеки. *Polygonum* (Цвелёв, 1979) неоднократно служили предметом специальных исследований (Комаров, 1936; Scholtz, 1958, 1959, 1960; Styles, 1962; Цвелёв, 1978; Schmid, 1983; Wolf, McNeill, 1986; Цвелёв, 1989; Webb et al., 1993; Цвелёв, 1996), однако полной ясности в понимании числа и объема видов в этой группе до сих пор нет. В подсеке. *Polygonum* выделяют *P. aviculare* L. (= *P. heterophyllum* Lindm.), *P. neglectum* Besser, *P. calcatum* Lindm., *P. arenastrum* Boreau (= *P. aequale* Lindm.), *P. monspeliense* Thieb. ex Pers., *P. rurivagum* Jord. ex Boreau, *P. patuliforme* Worosch., *P. propinquum* Ledeb. (Boreau, 1857; Lindman, 1904, 1913; Ворошилов, 1954; Цвелёв, 1978, 1996) и еще несколько видов, самостоятельность и принадлежность которых к группе у нас вызывает сомнения. Большинство из них распространены в полярных и умеренных областях северного полушария и обладают сходной экологией, нередко произрастая совместно по нарушенным местам и газонам, вдоль шоссе и грунтовых дорог.

Трудности определения объема и границ видов спорышей и их идентификации связаны с разными причинами. Одна из них — высокая фенотипическая пластичность признаков, связанная с различиями в условиях питания, увлажнения и степени вытаптывания. Она была подтверждена экспериментально у *P. arenastrum* и других видов *Polygonum* (Hickman, 1975; Lee et al., 1986; Geber, 1989; Meerts, Vekemans, 1991; Thomas, Bazzaz, 1993; Meerts, Garnier, 1996). Следующая причина — разнообразие эколого-климатических условий в пределах обширных ареалов видов, которое не могло не привести к формированию многочисленных рас, обладающих морфологическим своеобразием.

И наконец, еще одной причиной, затрудняющей идентификацию спорышей, может быть межвидовая гибридизация. Многие представители секц. *Polygonum*

обладают мелкими, но стойкими отличиями в строении цветков и плодов, которые сохраняются в культуре и передаются из поколения в поколение (Ворошилов, 1954), что дает основание считать их самостоятельными видами. Но иногда при совместном произрастании различия между «хорошими» видами стираются, и можно встретить популяции, в которых помимо них в массе присутствуют растения с промежуточными значениями или мозаичной комбинацией тех признаков, которые характерны для «хороших» видов.

Такие ситуации мы наблюдали на территории МГУ, где вместе с хорошо различимыми *P. aviculare* и *P. calcatum* найдены особи *P. arenastrum*, который Н. Н. Цвелёв (1979) считал их возможным гибридом. Действительно, по строению околоцветника, форме роста и листьев *P. arenastrum* сходен с *P. calcatum*, но по многим признакам приближается и к *P. aviculare* (табл. 1).

Там же, рядом с *P. aviculare* и *P. arenastrum*, найдены растения, соответствующие по признакам *P. neglectum*, очень полиморфному виду. По предположению Цвелёва (1978), последний тоже имеет гибридное происхождение и включает два подвида (Цвелёв, 1996).

P. neglectum Besser subsp. *neglectum* распространен преимущественно в степной зоне Восточной Европы, но заходит и севернее, встречаясь в посевах зерновых и по грунтовым дорогам. Он отличается острыми узкими листьями с резкими жилками и длинными серебристыми раструбами. Габитуально он близок к *P. aviculare*, однако несет и некоторые признаки *P. calcatum* или *P. arenastrum* (табл. 1).

P. neglectum subsp. *rectum* (Chrtek) Tzvel. (Цвелёв, 1996) распространен на севере Восточной Европы с более влажным климатом, он отличается тупыми листьями и слабо выраженной гетерофилией (прочие признаки см. в табл. 1). В 1999 г. мы вместе с Цвелёвым наблюдали его массовое произрастание в пос. Пудость Гатчинского р-на Ленинградской обл., где он рос вдоль шоссе вместе с *P. aviculare* и *P. arenastrum*, причем наблюдали все переходы между ними. То же наблюдалось на территории г. Москвы и Московской обл.

Наличие в природе популяций, в которых наряду с контрастными морфотипами имеются растения с промежуточными значениями признаков или мозаичной их комбинацией, позволяет предположить, что мы имеем дело с проявлением межвидовой гибридизации (Rieseberg, 1995; Rieseberg, Carney, 1998).

Гибридизацию спорышей признавали многие авторы (Янишевский, 1927; Цвелёв, 1979, 1996; Löve, Löve, 1956a; Styles, 1962; Schmid, 1983; Scholz, 1958; Lousley, Kent, 1981). Так, по мнению Д. Е. Янишевского (1927), *P. aviculare* L., *P. patulum* Bieb., *P. salsugineum* M. Bieb. легко образуют между собой фертильные гибридные формы. Некоторые гибриды столь широко распространены, что им придают ранг видов, например *P. boreale* (Lange) Small (= *P. aviculare* × *P. raii* Bab.), *P. euxinum* Chrtek (= *P. aviculare* L. × *P. maritimum* L.), *P. aschersonianum* H. Gross (*P. aviculare* L. × *P. salsugineum* Bieb.), *P. psammophilum* (Bordz. ex Tzvel.) Tzvel. (= *P. patulum* Bieb. × *P. arenarium* Waldst. et Kit.). Другие гибриды встречаются реже и не имеют особого названия. Однако четких доказательств гибридизации у спорышей до сих пор нет.

Хромосомные числа у некоторых видов спорышей образуют полиплоидные ряды (Хромосомные..., 1969). Их возникновение может быть связано либо с автополиплоидией, либо с внутривидовой или межвидовой гибридизацией, сопровождаемой образованием сегментных аллополиплоидов или амфиполиплоидов. Возникновение гибридов нередко сопровождается переходом к апомиксису. Поскольку у *P. aviculare* описан процесс двойного оплодотворения (Lonay, 1922), а эмбриологических доказательств апомиксиса в секц. *Polygonum* не найдено (Ситников, личное сообщение), апомиксис, по-видимому, следует исключить.

Для *P. aviculare* и близких видов характерно самоопыление путем контактной автогамии, осуществляемой при хазмогамном и клейстогамном цветении. Р. Knuth (1899), Н. Scholz (1958), В. Т. Styles (1962), Л. Е. Lousley, Д. Н. Kent (1981), К. Schmid (1983) считали, что у спорышей самоопыление облигатно. По мнению других авторов

ТАБЛИЦА 1

Сравнительная характеристика видов *Polygonum* (по Цвелёву, 1979, 1986 и данным авторов)

Признаки	<i>P. aviculare</i>	<i>P. neglectum</i> subsp. <i>rectum</i>	<i>P. neglectum</i> subsp. <i>neglectum</i>	<i>P. arenastrum</i>	<i>P. calcatum</i>
Форма роста	Вертикальный или восходящий главный стебель	Побеги прямостоячие, восходящие или лежащие	Побеги прямостоячие, восходящие или лежащие	Множество распростертых или восходящих боковых побегов, отходящих от главного	Множество распростертых или восходящих боковых побегов, отходящих от главного
Цветорасположение	На верхушках главного и боковых побегов 2 порядка	На верхушках главного и боковых побегов 2 порядка	На верхушках главного и боковых побегов 2 порядка	На боковых побегах 2 и 3 порядка	На боковых побегах 3 порядка
Листья	Эллиптические, тупые	Эллиптические, тупые	Узкоэллиптические, острые	Эллиптические, тупые	Эллиптические, тупые
Гетерофилия	Выражена	Слабо выражена	Слабо выражена	Слабо выражена	Не выражена
Длина околоцветника, мм	2.0—3.0	2.0—3.0	2.0—2.5	2.5—3.5	2.0—2.2
Расчленение околоцветника	2/3—3/4	2/3	2/3	1/2	1/2
Число тычинок	8	7(8)	7(8)	5—8	5—6
Длина плода, мм	2.0—3.0	2.0—2.5	2.0—2.5	1.7—2.5	1.5—2.2
Наличие торчащей из околоцветника верхушки плода	+	+	+	—	—
Сечение плода	Почти равностороннее	Почти равностороннее	Почти равностороннее	Неравностороннее	Неравностороннее или двояковыпуклое
Поверхность плода	Полосато-бугорчатая	Полосато-бугорчатая	Гладкая или полосато-бугорчатая	Гладкая или полосато-бугорчатая	Гладкая, глянцевая
Экология	На богатой влажной почве по нарушениям — на газонах, в садах, огородах, на птичьих дворах, обочинах дорог	На легкой суглинистой почве по нарушенным местам, вдоль шоссе и грунтовых дорог	На легкой суглинистой или песчаной почве, в посевах зерновых и по грунтовым дорогам, в степи	На легкой суглинистой или песчаной почве, вдоль грунтовых дорог и по нарушенным газонам	На песчаной почве по дорогам и в трещинах асфальта, на сильно вытаптываемых газонах

(Lindman, 1913; Löve, Löve, 1956a), возможен случайный ауткроссинг. По нашим наблюдениям, при открытом цветении частичная протандрия создает принципиальную возможность для перекрестного опыления насекомыми (Юрцева, 1998), а следовательно, и гибридизации. Ей может способствовать длительный период цветения, совпадающий у многих видов. Это подтверждают результаты изучения изотимного полиморфизма у *P. aviculare* (Gasquez et al., 1978), оказавшегося полиморфным свармом инбредных линий.

Для изучения изменчивости 4 таксонов в пределах *P. aviculare* L. s. l. P. Meerts с соавторами (Meerts et al., 1990) применили метод главных компонент и дискриминатный анализ. В результате в пределах *P. aviculare* L. s. l. удалось выделить 2 подвида: 1) *P. aviculare* subsp. *aviculare*, включающий *P. aviculare* L. s. str. и *P. monspeliense* Thieb. ex Persoon; 2) *P. aviculare* subsp. *aequale*, включающий *P. aequale* Lindm. и *P. calcatum* Lindm. Наиболее важными для разделения групп признаками оказались длина и форма плода, длина лопастей околоцветника и отношение длины трубки к длине околоцветника. Значения большинства других признаков перекрывались. Основываясь на высокой общей изменчивости в группе, высокой скоррелированности некоторых признаков, обилии промежуточных форм, P. Meerts с соавторами (Meerts, Lefèbvre, 1988; Meerts et al., 1990) сделали предположение об экстенсивной гибридизации в этом комплексе.

Цель работы — изучить изменчивость признаков в популяциях спорышей, состоящих из нескольких видов с тем, чтобы оценить косвенными методами возможности их межвидовой гибридизации. Для этого мы обратились к изучению морфологических признаков и чисел хромосом в смешанных популяциях *P. aviculare*, *P. calcatum* и их предполагаемых гибридов — *P. arenastrum*, *P. neglectum* Besser subsp. *neglectum* и *P. neglectum* subsp. *rectum* (Chrtek) Tzvel.

Материал и методика

Для исследования взято 303 растения из 11 популяционных выборок *P. aviculare*, *P. calcatum*, *P. arenastrum*, *P. neglectum* Besser subsp. *neglectum* и *P. neglectum* subsp. *rectum* (Chrtek) Tzvel., перечисленных в табл. 2: 1) смешанные популяции с территории МГУ (г. Москва), включающие *P. aviculare* (1), *P. calcatum* (2), *P. arenastrum* (3); 2) смешанные популяции с территории МГУ (г. Москва), включающие *P. aviculare* (1), *P. arenastrum* (2), *P. neglectum* subsp. *neglectum* (4) и *P. neglectum* subsp. *rectum* (5); 3) чистые популяции *P. aviculare* (6) и *P. arenastrum* (7) из Московской обл. (г. Дедовск), взятые в целях проверки устойчивости признаков видов; 4) смешанные популяции из г. Плес Костромской обл., включающие *P. aviculare* (8), *P. arenastrum* (9), *P. neglectum* subsp. *neglectum* (10) и *P. neglectum* subsp. *rectum* (11).

На основании изучения диагнозов, материалов гербарных коллекций (KW, LE, MW) и собственных сборов составлена таблица признаков 5 таксонов, необходимая для идентификации образцов (табл. 1).

Для каждого образца проанализировано 19 признаков: 1 — высота растения (длина главного побега), см; 2 — длина нижнего листа, мм; 3 — ширина нижнего листа, мм; 4 — его индекс (длина/ширина); 5 — длина верхнего листа, мм; 6 — ширина верхнего листа, мм; 7 — его индекс (длина/ширина); 8 — длина нижнего/верхнего листа; 9 — длина околоцветника, мм; 10 — длина его долей, мм; 11 — длина его трубки, мм; 12 — индекс околоцветника (длина долей/длина околоцветника); 13 — длина плода, мм; 14 — ширина плода, мм; 15 — индекс плода (длина/ширина плода); 16 — поверхность плода (1 — гладкая, 2 — бугорчатая, 3 — полосатобородавчатая); 17 — окраска плода (1 — светло-бурая, 2 — бурая, 3 — темно-бурая, почти черная); 18 — длина выступающей из околоцветника верхушки плода, мм; 19 — число тычинок.

Для анализа данных использовали как одномерные, так и многомерные методы. Проведено сравнение выборочных средних по t-критерию Стьюдента и U-критерию

ТАБЛИЦА 2

Характеристика исследованных выборок

№ популяции	Вид	Место сбора	Дата сбора	Число образцов
1	<i>P. aviculare</i>	Г. Москва, Воробьевы горы, МГУ, на нарушенном газоне вдоль асфальтированной дороги	31.08.2000	42
2	<i>P. calcatum</i>			43
3	<i>P. arenastrum</i>		28.08.2000	13
4	<i>P. neglectum</i> subsp. <i>neglectum</i>			11
5	<i>P. neglectum</i> subsp. <i>rectum</i>	Московская обл., окр. г. Дедовска, на нарушенном газоне	22.08.2000	34
6	<i>P. aviculare</i>			43
7	<i>P. arenastrum</i>		1995—1999	14
8	<i>P. aviculare</i>			Костромская обл., г. Плес и его окрестности, на нарушенных газонах вдоль грунтовых дорог
9	<i>P. arenastrum</i>	37		
10	<i>P. neglectum</i> subsp. <i>neglectum</i>	6		
11	<i>P. neglectum</i> subsp. <i>rectum</i>	6		

Манна—Уитни, построены гистограммы распределения значений признаков, определена структура корреляций признаков (Ростова, 1999, 2000). Для выяснения возможности разделения 5 групп (*P. aviculare*, *P. arenastrum*, *P. calcatum*, *P. neglectum* subsp. *neglectum* и *P. neglectum* subsp. *rectum*) по совокупности признаков проведены факторный анализ с экстракцией факторов по методу главных компонент (МГК) и дискриминантный анализ (ДА). Статистическая обработка морфометрических данных выполнена с помощью пакета статистических программ Statistica for Windows 5.1.

Фертильность пыльцы определяли ацетокарминовым методом. Хромосомные числа подсчитывали на временных препаратах в клетках корешков проростков, предобработанных альфа-монобромнафталином, окрашенных ацето-железозематоксилином и давленных в смеси Гойера (Шоферистова, 1973).

Одномерный анализ признаков

На основании анализа гербарных материалов из 11 выборок, представляющих 5 групп (*P. aviculare*, *P. calcatum*, *P. arenastrum*, *P. neglectum* subsp. *neglectum* и *P. neglectum* subsp. *rectum*), определены средние значения 15 признаков (табл. 3). Ввиду того что часть признаков была распределена ненормально, мы определили статистическую значимость их различий по t-критерию Стьюдента и U-критерию Манна—Уитни (табл. 4). В подавляющем большинстве случаев результаты применения этих критериев не различались. Оказалось, что *P. aviculare* и *P. calcatum* достоверно (на уровне значимости 99.9 %) отличаются друг от друга по всем признакам, за исключением окраски плодов, одинаковой у всех таксонов. У *P. aviculare* и *P. calcatum* практически не перекрываются значения числа тычинок (рис. 1, а, в, д) и размеров плодов, в слабой степени перекрываются размеры околоцветника и его долей (табл. 3).

Хотя *P. arenastrum* часто сближают с *P. calcatum*, включая в него последний вид (Webb et al., 1993), по многим признакам *P. arenastrum* достоверно (на уровне 99.9 %) отличается от *P. aviculare* и *P. calcatum*, занимая между ними промежуточное положение по общим размерам и параметрам листьев. По индексу нижних листьев, длине долей околоцветника и размерам плодов он близок к *P. aviculare* (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Морфометрические показатели представителей подсекц. *Polygonum*

Признаки	<i>P. aviculare</i> <i>n</i> = 139	<i>P. neglectum</i> subsp. <i>rectum</i> <i>n</i> = 40	<i>P. neglectum</i> subsp. <i>neglectum</i> <i>n</i> = 17	<i>P. arenastrum</i> <i>n</i> = 64	<i>P. calcatum</i> <i>n</i> = 43
	$M \pm m$				
Высота растения, мм	35.91 $\pm$ 1.20	27.35 $\pm$ 1.58	18.94 $\pm$ 1.55	19.60 $\pm$ 0.96	17.41 $\pm$ 1.27
Длина листа, мм	21.45 $\pm$ 0.43	16.70 $\pm$ 0.60	14.71 $\pm$ 0.96	14.20 $\pm$ 0.51	12.05 $\pm$ 0.34
Ширина листа, мм	6.17 $\pm$ 0.18	5.49 $\pm$ 0.27	3.68 $\pm$ 0.26	4.08 $\pm$ 0.19	2.73 $\pm$ 0.08
Индекс листа	3.69 $\pm$ 0.08	3.19 $\pm$ 0.10	4.19 $\pm$ 0.32	3.74 $\pm$ 0.16	4.42 $\pm$ 0.13
Длина околоцветника, мм	2.49 $\pm$ 0.03	2.81 $\pm$ 0.05	2.39 $\pm$ 0.05	3.02 $\pm$ 0.06	2.26 $\pm$ 0.03
Длина долей околоцветника, мм	1.48 $\pm$ 0.02	1.64 $\pm$ 0.04	1.42 $\pm$ 0.04	1.51 $\pm$ 0.04	1.13 $\pm$ 0.02
Длина трубки околоцветника, мм	1.01 $\pm$ 0.01	1.16 $\pm$ 0.03	0.96 $\pm$ 0.04	1.51 $\pm$ 0.04	1.13 $\pm$ 0.02
Индекс околоцветника	0.59 $\pm$ 0.004	0.58 $\pm$ 0.01	0.60 $\pm$ 0.01	0.50 $\pm$ 0.01	0.50 $\pm$ 0.01
Длина плода, мм	2.25 $\pm$ 0.02	2.37 $\pm$ 0.05	2.15 $\pm$ 0.04	2.17 $\pm$ 0.03	1.70 $\pm$ 0.02
Ширина плода, мм	1.46 $\pm$ 0.01	1.51 $\pm$ 0.04	1.36 $\pm$ 0.03	1.47 $\pm$ 0.03	1.03 $\pm$ 0.01
Индекс плода, мм	1.55 $\pm$ 0.01	1.58 $\pm$ 0.03	1.59 $\pm$ 0.04	1.50 $\pm$ 0.02	1.67 $\pm$ 0.03
Поверхность плода, мм	2.09 $\pm$ 0.06	2.09 $\pm$ 0.11	1.35 $\pm$ 0.19	0.45 $\pm$ 0.10	1.00 $\pm$ 0.00
Окраска плода, баллы	2.88 $\pm$ 0.03	2.95 $\pm$ 0.03	2.94 $\pm$ 0.06	2.89 $\pm$ 0.04	2.95 $\pm$ 0.03
Длина выступающей верхушки плода, мм	0.32 $\pm$ 0.01	0.15 $\pm$ 0.03	0.29 $\pm$ 0.04	0.03 $\pm$ 0.01	0.00 $\pm$ 0.00
Число тычинок	7.76 $\pm$ 0.04	7.31 $\pm$ 0.11	7.06 $\pm$ 0.25	5.54 $\pm$ 0.07	5.03 $\pm$ 0.01

Примечание. M — средняя арифметическая, m — ее ошибка, n — число образцов.

С *P. calcatum* его сближают степень расчленения околоцветника (1/2), плоды, полностью спрятанные в околоцветнике (рис. 1, б), и среднее число тычинок (табл. 3), хотя верхние пределы этого признака приближаются к таковым у *P. aviculare* (рис. 1, а). Околоцветники у *P. arenastrum* самые крупные из всех изученных таксонов. Таким образом, по некоторым признакам *P. arenastrum* занимает промежуточное положение, а по другим — уклоняется в сторону *P. aviculare* или *P. calcatum*.

P. neglectum subsp. *neglectum* по вегетативным признакам, размерам околоцветника и плода, характеру поверхности плода занимает промежуточное положение между *P. arenastrum* и *P. calcatum*. По степени расчленения околоцветника, пропорциям плода и длине выступающей из околоцветника его верхушки (табл. 3, 4; рис. 1, г) он сходен с *P. aviculare*. Среднее число тычинок у него близко к таковому у *P. aviculare* (рис. 1, в), хотя встречается и 5—6 тычинок, как у *P. arenastrum* или *P. calcatum*.

P. neglectum subsp. *rectum* сходен с *P. aviculare* по степени расчленения околоцветника, размерам и пропорциям цветка и плода, характеру поверхности плода. По высоте, размерам листьев и среднему числу тычинок он занимает промежуточное положение между *P. aviculare* и *P. arenastrum* (табл. 3, 4; рис. 1, д, е).

ТАБЛИЦА.4

Достоверность различий средних значений морфологических признаков подсец. *Polygonum*

Признаки	Достоверность различий средних между								
	<i>P. aviculare</i> (<i>n</i> = 139) и <i>P. calcatum</i> (<i>n</i> = 43)	<i>P. aviculare</i> (<i>n</i> = 139) и			<i>P. calcatum</i> (<i>n</i> = 43) и			<i>P. arenastrum</i> (<i>n</i> = 64) и	
		<i>P. arenastrum</i> (<i>n</i> = 64)	<i>P. neglectum</i> subsp. <i>neglectum</i> (<i>n</i> = 17)	<i>P. neglectum</i> subsp. <i>rectum</i> (<i>n</i> = 40)	<i>P. arenastrum</i> (<i>n</i> = 64)	<i>P. neglectum</i> subsp. <i>neglectum</i> (<i>n</i> = 17)	<i>P. neglectum</i> subsp. <i>rectum</i> (<i>n</i> = 40)	<i>P. neglectum</i> subsp. <i>neglectum</i> (<i>n</i> = 17)	<i>P. neglectum</i> subsp. <i>rectum</i> (<i>n</i> = 40)
Высота растения, см	***	***	***	***	—	—	***	—	***
Длина листа, мм	***	***	***	***	**	**(*)	***	—	**
Ширина листа, мм	***	***	***	—	***	***(**)	***	—	***
Индекс листа	***	—	*(—)	**(***)	**(***)	—	***	—	**
Длина околоцветника, мм	***	***	—	***	***	*	***	***	*
Длина долей околоцветника, мм	***	—	—	***	***	***	***	—	*
Длина трубки околоцветника, мм	***	***	—	***	***	***(**)	—	***	***
Индекс околоцветника	***	***	—	—	—	***	***	***	***
Длина плода, мм	***	*	—	*	***	***	***	—	***
Ширина плода, мм	***	—	*(**)	—	***	***	***	—	—
Индекс плода	***	—(*)	—	—	***	—	*	—(*)	*
Поверхность плода, баллы	(***)	(***)	(***)	(—)	(**)	(—)	(***)	(—)	(***)
Цвет плода, баллы	(—)	(—)	(—)	(—)	(—)	(—)	(—)	(—)	(—)
Длина выступающей верхушки плода, мм	***	***	—	***	—	***	***	***	***
Число тычинок	***	***	***(**)	***	***	***	***	***	***

Примечание. Достоверность различий средних приведена по результатам применения Т-критерия Стьюдента, а для выраженных в баллах признаков поверхности и цвета плода, в случае несовпадения с оценкой по Т-критерию, — по U-критерию Манна—Уитни (в скобках); *n* — объем выборки. В таблице приведен уровень значимости различий: *** — различия значимы на 99,9 %-м уровне, ** — на 99 %-м уровне, * — на 95 %-м уровне, «—» — не значимы.

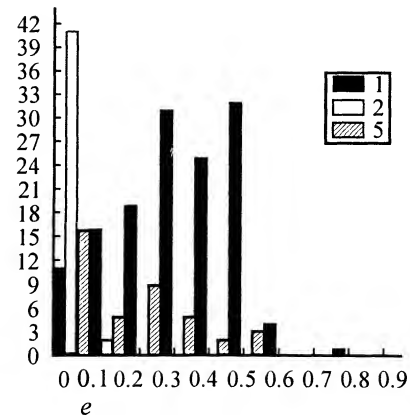
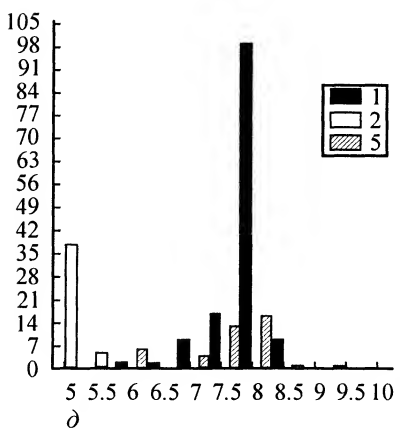
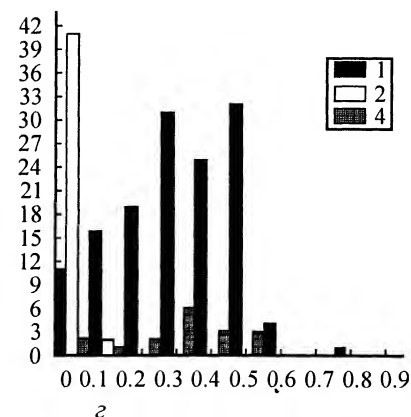
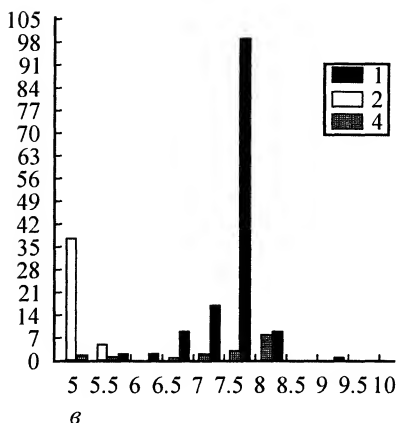
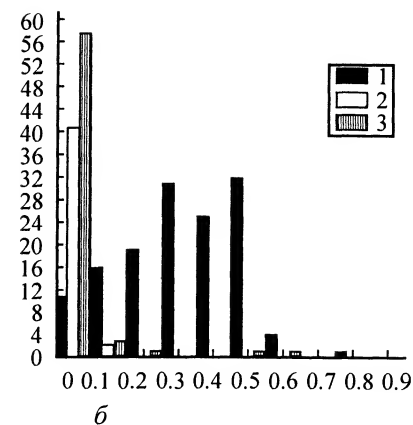
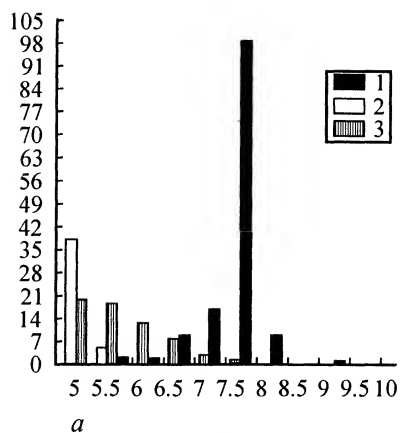


Рис. 1. Гистограммы распределения значений признаков «число тычинок» (а, в, д) и «длина выступающей из околоцветника верхушки плода» (б, г, е) у *P. aviculare* (1), *P. calcatum* (2), *P. areastrum* (3), *P. neglectum* subsp. *neglectum* (4) и *P. neglectum* subsp. *rectum* (5).

По оси абсцисс — значения числа тычинок (а, в, д) и длины верхушки плода, мм (б, г, е); по оси ординат — число образцов.

ТАБЛИЦА 5

Значения коэффициентов корреляции R между Z -преобразованными корреляционными матрицами таксонов *P. aviculare*, *P. calcatum*, *P. arenastrum*, *P. neglectum* subsp. *neglectum* и *P. neglectum* subsp. *rectum*

	<i>P. aviculare</i>	<i>P. calcatum</i>	<i>P. arenastrum</i>	<i>P. neglectum</i> subsp. <i>neglectum</i>	<i>P. neglectum</i> subsp. <i>rectum</i>
<i>P. aviculare</i>	1.00				
<i>P. calcatum</i>	0.56	1.00			
<i>P. arenastrum</i>	0.84	0.53	1.00		
<i>P. neglectum</i> subsp. <i>neglectum</i>	0.58	0.54	0.55	1.00	
<i>P. neglectum</i> subsp. <i>rectum</i>	0.83	0.54	0.81	0.53	1.00

Сравнение корреляционных матриц признаков

Согласно представлениям ряда авторов (Шмидт, 1984; Берг, Колосова, 1971; Колосова, 1971, 1973; Ростова, 1999, 2000), «хорошие» виды должны различаться по структуре корреляционных матриц признаков. Сравнивать корреляционные матрицы можно после Z -преобразования матриц линейных коэффициентов корреляции. Методика данного подхода описана Н. С. Ростовской (1999, 2000). После вычисления линейных коэффициентов корреляций r между 14 признаками (1—4, 9—15, 17—19) для каждого из 5 таксонов (*P. aviculare*, *P. calcatum*, *P. arenastrum*, *P. neglectum* subsp. *neglectum* и *P. neglectum* subsp. *rectum*) было проведено Z -преобразование значений r для приближения их распределения к нормальному виду по формуле Р. Фишера:

$$Z = 0.5 * \ln ((1 + r) / (1 - r)).$$

Каждую Z -преобразованную матрицу корреляций записывали в отдельный столбик (вектор), при этом порядок расположения коэффициентов корреляции был постоянным у всех таксонов. После этого подсчитывали значения линейных коэффициентов корреляции между этими векторами. Коэффициент корреляции R между Z -преобразованными матрицами корреляций является показателем сходства матриц по структуре входящих в них корреляций.

Сильными считали связи при значениях $R \geq 0.70$, средними — при значениях $0.50 \leq R \leq 0.69$, слабыми — при $R < 0.50$ (Лакин, 1990).

Все полученные значения R оказались значимыми на уровне 95 % (табл. 5). Хотя по большинству признаков *P. arenastrum* приближается к *P. calcatum* (см. предыдущий раздел), по структуре корреляционных матриц он сходен с *P. aviculare* (сильная связь). *P. neglectum* subsp. *rectum*, с одной стороны, обнаруживает сильную связь с *P. aviculare*, с другой — с *P. arenastrum*, так что эти виды могли быть его родителями.

P. neglectum subsp. *neglectum* и *P. calcatum* имеют своеобразную структуру корреляционных матриц. По значениям R они почти в равной мере удалены друг от друга и от всех прочих групп. Если морфологическое своеобразие *P. calcatum* не вызывает сомнений, то в отношении *P. neglectum* subsp. *neglectum* такой результат можно связать с гетерогенностью таксона или малой численностью выборки.

Факторный анализ полного массива данных

Для факторного анализа использовали данные 303 образцов из 11 выборок, представляющих 5 таксонов, выбрав 12 признаков (1, 2, 4, 9, 11—13, 15—19). Первые три фактора объясняют 60 % общей дисперсии данных. Наиболее информативная картина распределения образцов в осях факторов 1 и 2, объясняющая 51 % дисперсии

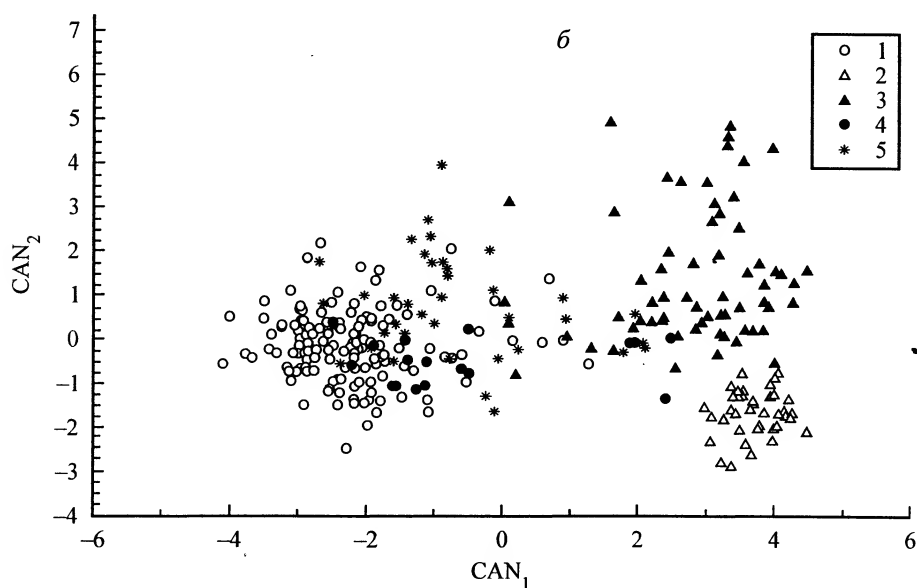
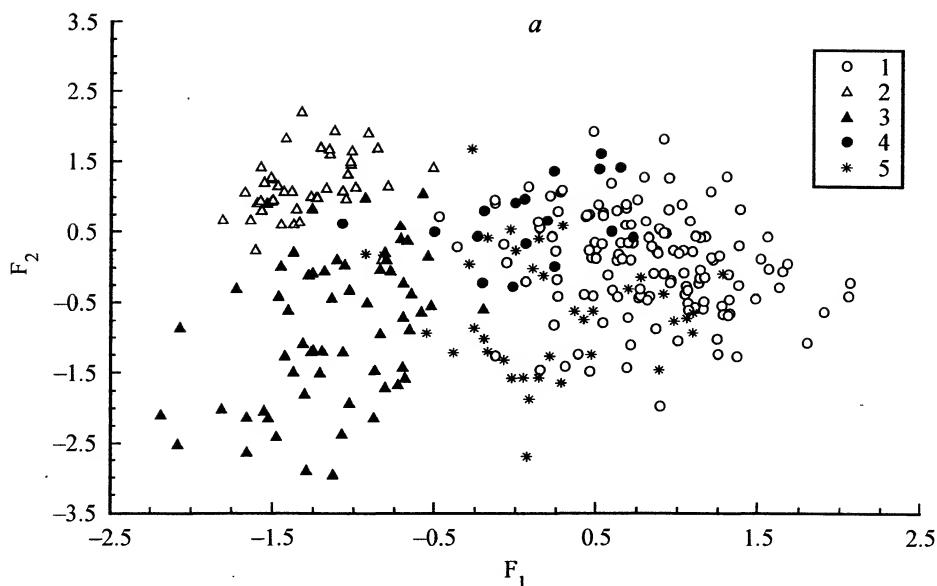


Рис. 2. Результаты факторного анализа по 12 признакам (а) и дискриминантного анализа по 10 признакам (б) 303 образцов из 11 выборок *P. aviculare* (1), *P. calcatum* (2), *P. arenastrum* (3), *P. neglectum* subsp. *neglectum* (4) и *P. neglectum* subsp. *rectum* (5), собранных в г. Москве, Московской и Костромской областях.

а — двумерная диаграмма разброса образцов в осях фактора 1 (ось абсцисс) и 2 (ось ординат); б — двумерная диаграмма разброса образцов в осях первой (ось абсцисс) и второй (ось ординат) канонических переменных.

данных (рис. 2, а). По фактору 1 образцы *P. aviculare* хорошо отделены от общего облака образцов *P. calcatum* и *P. arenastrum*, обособленных нерезко. Наибольшие нагрузки на фактор 1 имеют признаки «число тычинок» (0.89), «длина выступающей верхушки плода» (0.74) и «степень расчленения околоцветника» (0.74), причем значения этих признаков у *P. aviculare* максимальны. *P. calcatum* и *P. arenastrum* разделены по фактору 2, наибольшие нагрузки на который имеют признаки «длина околоцветника» (−0.90) и «длина трубки околоцветника» (−0.71). *P. calcatum*, распо-

ложенный на графике выше, имеет меньшие значения этих признаков, чем *P. arenastrum*, что соответствует отрицательным нагрузкам признаков на фактор 2.

Образцы *P. calcatum* образуют компактное облако, образцы *P. arenastrum* и *P. aviculare* — более рыхлые облака, что свидетельствует о значительной их изменчивости. Облака *P. neglectum* subsp. *neglectum* и *P. neglectum* subsp. *rectum* в значительной степени включены в облако *P. aviculare*, но несколько вытянуты в сторону облаков *P. calcatum* и *P. arenastrum*.

На фактор 3 наибольшую нагрузку оказывает признак «индекс плода» (-0.79). В осях факторов 1 и 3 выделяются те же три основные группы. Облака *P. neglectum* subsp. *neglectum* и *P. neglectum* subsp. *rectum* вновь расположены между ними, однако облака *P. calcatum* и *P. arenastrum* в проекции на фактор 3 полностью сливаются, что подтверждает их сходство по указанному признаку.

В пределах видовых облаков, представленных несколькими популяциями, образцы разного происхождения морфологически сходны и перемешаны. Это говорит о том, что выявленные межгрупповые различия носят таксономический, а не географический характер.

Таким образом, по результатам МГК, в пределах изученной группы выделяются 2 группы: 1) *P. aviculare* вместе с включенными в него *P. neglectum* subsp. *neglectum* и *P. neglectum* subsp. *rectum*; 2) *P. arenastrum* вместе с *P. calcatum*. Наши результаты согласуются с результатами, полученными Meerts et al. (1990) на материале из Бельгии.

Дискриминантный анализ полного массива данных

Дискриминантный анализ полного массива данных ($n = 303$) по 10 признакам (1, 2, 4, 9, 11—13, 15, 18—19) показал, что все признаки, кроме «индекса листа», значимы для разделения групп. Наиболее информативна картина распределения образцов в осях 1-й и 2-й канонических переменных (рис. 2, б), объясняющая 95 % суммарной межгрупповой изменчивости данных. Данная картина хорошо согласуется с результатами факторного анализа. На графике можно выделить три группы: хорошо выраженную группу *P. calcatum* (100 % верно определенных образцов) и несколько хуже обособленные группы *P. aviculare* и *P. arenastrum* (92 и 87.5 % верно определенных образцов). Как и в факторном анализе, вдоль оси первой канонической переменной хорошо разделены: 1) группа *P. aviculare* вместе с *P. neglectum* subsp. *neglectum* и *P. neglectum* subsp. *rectum*; 2) группы *P. calcatum* и *P. arenastrum*. Наибольший стандартизованный коэффициент для первой оси имеет признак «число тычинок» (-0.74), наиболее высоки его значения у *P. aviculare*. Каноническая переменная 2 с наибольшими коэффициентами для признаков «длина трубки околоцветника» (1.83), «индекс околоцветника» (1.14) и «длина околоцветника» (-0.87) разделяет группы *P. calcatum* и *P. arenastrum*.

Образцы *P. neglectum* subsp. *neglectum* не образуют компактной группы, причем подтверждено определение всего 23 % образцов, что говорит о большой изменчивости признаков и гетерогенности этого таксона. Образцы *P. neglectum* subsp. *rectum* оказались распределены между *P. aviculare* и *P. arenastrum*, подтверждено определение их у 57 % образцов, причем преобладают образцы, близкие к *P. aviculare*. Таким образом, по результатам ДА в пределах изученной группы хорошо выделяются *P. aviculare*, *P. calcatum* и *P. arenastrum*. Образцы *P. neglectum* subsp. *neglectum* и *P. neglectum* subsp. *rectum* занимают промежуточное положение между ними, но большей частью включены в облако *P. aviculare*.

Частные варианты многомерного анализа

В частных вариантах многомерного анализа для небольших массивов данных (выборки 1—7 из г. Москвы и Московской обл., выборки 8—11 из г. Плес, выборки 1—5 с территории МГУ, г. Москва) особое внимание уделялось положению *P. are-*

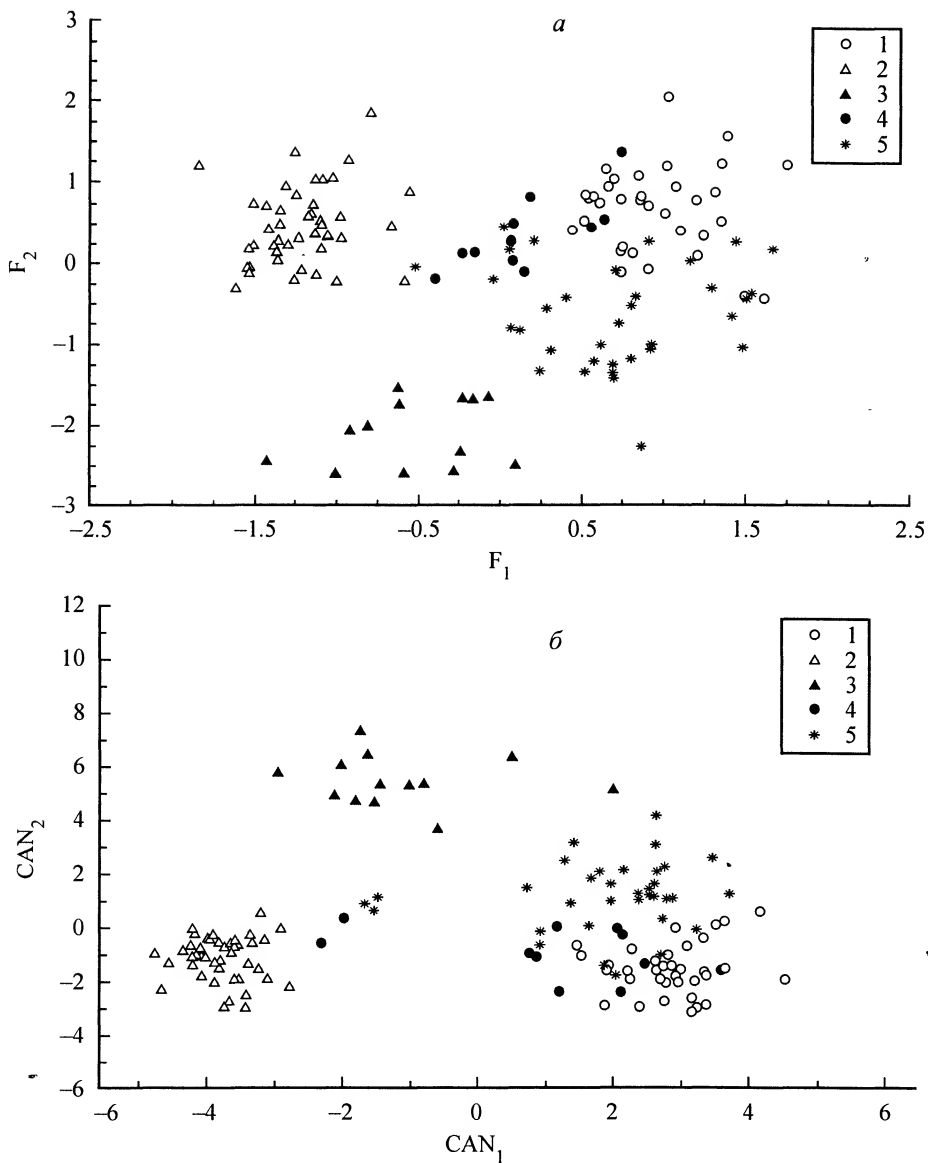


Рис. 3. Результаты факторного анализа по 15 признакам (а) и дискриминантного анализа по 10 признакам (б) 136 образцов из 5 выборок *P. aviculare* (1), *P. calcatum* (2), *P. arenastrum* (3), *P. neglectum* subsp. *neglectum* (4) и *P. neglectum* subsp. *rectum* (5) с территории МГУ, г. Москва.

а — двумерная диаграмма разброса образцов в осях фактора 1 (ось абсцисс) и 2 (ось ординат); б — двумерная диаграмма разброса образцов в осях первой (ось абсцисс) и второй (ось ординат) канонических переменных.

nastrum, *P. neglectum* subsp. *neglectum* и *P. neglectum* subsp. *rectum*. Результаты анализа первых двух массивов оказались сходными с результатами анализа полного массива данных. При этом *P. neglectum* subsp. *neglectum* и *P. neglectum* subsp. *rectum* вновь заняли положение между *P. aviculare* и общим облаком *P. arenastrum* и *P. calcatum*.

По результатам факторного анализа 136 образцов выборок 1—5 с территории МГУ (использовали признаки 1, 2, 4, 5, 7—9, 11—13, 15—19), облака *P. aviculare*, *P. calcatum* и *P. arenastrum* взаимно удалены друг от друга и разделены хиатусами

ТАБЛИЦА 6

Хромосомные числа, известные для изученных видов *Polygonum*

Вид	2n	Литературный источник
<i>P. aviculare</i> L.	20, 22, 40, 60	Graham, Wood, 1965
	22	Карташова и др., 1974
	40	Меньшикова, 1964
	60	Löve, Löve, 1956a, b; Pauwels, 1959; Styles, 1960
	60	Жукова, 1966; Queiros, 1983
	40, 60	Löve, Löve, 1948; Styles, 1962; Wolf, McNeill, 1987
<i>P. calcatum</i> Lindm.	40	Löve, 1951; Löve, Löve, 1956a, b; Krzák, 1982
<i>P. arenastrum</i> Boreau	40	Löve, Löve, 1948; 1956a, b; Pauwels, 1959
	40	Raffaelli, 1982; Wolf, McNeill, 1987
	60	Strid, 1986
	40, 60	Löve, Löve, 1942; Krzák, 1982
<i>P. neglectum</i> Besser	40	Löve, Löve, 1942, 1956a, b; Пробатова, Соколовская, 1989
	40, 60	Lembke, 1948; Krzák, 1982; Wolf, McNeill, 1987

(рис. 3, а). Образцы *P. neglectum* subsp. *neglectum* и *P. neglectum* subsp. *rectum* большей частью включены в облако *P. aviculare* и расположены между ним и облаками *P. calcatum* и *P. arenastrum*. Дискриминантный анализ (по признакам 1, 4, 7, 8, 9, 11, 12, 13, 15, 19) показал те же хорошо обособленные группы. Но если большинство образцов *P. neglectum* subsp. *neglectum* и *P. neglectum* subsp. *rectum* примыкает к облаку *P. aviculare*, то некоторое их число расположено рядом с *P. calcatum* (рис. 3, б). Такая картина говорит о морфологической обособленности *P. arenastrum*, большой изменчивости и возможной гетерогенности обоих подвидов *P. neglectum*. Признаки, важные для разделения групп — «число тычинок» (ось 1), «длина околоцветника» и «длина трубки околоцветника» (ось 2).

Хромосомные числа

Определенные нами хромосомные числа морфологически изученных образцов *P. aviculare*, *P. calcatum*, *P. arenastrum*, *P. neglectum* subsp. *neglectum* и *P. neglectum* subsp. *rectum* в целом подтверждают уже известные для этих таксонов определения (табл. 6). Для *P. aviculare* подтверждены числа $2n = 20, 22, 40, 60$, крайне редко встретилось 30 хромосом. У *P. calcatum* помимо 40 часто встречалось 20 хромосом, реже — 28 и 30. У *P. arenastrum* спектр обнаруженных нами чисел широк — от 18 до 62, среди них присутствовали числа $2n = 20, 30, 40, 60$, но чаще встречалось $2n = 40$. Не менее велик оказался разброс чисел у *P. neglectum* subsp. *neglectum* — от 20 до 60, среди них также присутствовали числа $2n = 20, 30, 40, 50, 60$, но преобладало $2n = 40$. У *P. neglectum* subsp. *rectum* мы обнаружили числа $2n = 30, 40, 50$ и 60.

Фертильность пыльцы

У *P. aviculare* фертильность пыльцы составляет 44—99 %, у *P. calcatum* — 58—96 %. У некоторых образцов *P. arenastrum* фертильность пыльцы понижена до 0.1—50 %, но у многих она достигает 97 %. У *P. neglectum* subsp. *neglectum* и *P. neglectum* subsp. *rectum* фертильность пыльцы весьма высока (86.7 и 76.4—92.1 % соответственно).

Результаты одномерного и многомерного анализа признаков 5 представителей подсекц. *Polygonum* показали, что *P. aviculare* и *P. calcatum* морфологически наиболее обособлены друг от друга, во всех вариантах анализа они максимально разделены и обладают отличной структурой корреляций.

Для *P. aviculare* характерны вертикальные или восходящие главные побеги, выраженная гетерофиллия, локализация цветков на концах побегов, околоцветники, расчлененные на $2/3$ — $3/4$, 8 тычинок, почти правильно-трехгранные плоды с полосато-бородавчатой поверхностью и выступающей из околоцветника верхушкой.

Для *P. calcatum* характерно множество отходящих от основания распростертых побегов, отсутствие гетерофиллии, околоцветники, расчлененные на $1/2$, 5 тычинок, неравно-трехгранные или почти двугранные плоды с гладкой поверхностью, полностью спрятанные в околоцветнике.

P. arenastrum отличается большей изменчивостью признаков. По общим размерам и параметрам листьев он занимает промежуточное положение между *P. aviculare* и *P. calcatum*, по степени расчленения околоцветника, числу тычинок и спрятанному в околоцветник плоду он близок к *P. calcatum*, по индексу нижних листьев, длине долей околоцветника и размерам плодов, а также по структуре корреляционных матриц *P. arenastrum* сходен с *P. aviculare*. По результатам многомерного анализа *P. arenastrum* достаточно хорошо обособлен и от *P. aviculare*, и от *P. calcatum*, что говорит о его морфологическом своеобразии. Судя по частому нахождению в природе совместно с *P. aviculare* и *P. calcatum*, характеру изменчивости признаков, часто пониженной фертильности пыльцы, числам хромосом он вполне может быть их гибридом, а более крупные околоцветники и плоды его могут быть проявлением гетерозиса (Grant, 1975). Наши результаты подтверждают выводы Р. Меерта с соавторами (Meerts et al., 1990) о таксономическом своеобразии *P. aviculare* и *P. calcatum*, но демонстрируют морфологическую обособленность *P. arenastrum* и, возможно, его гибридную природу.

P. neglectum subsp. *neglectum* по вегетативным признакам близок к *P. arenastrum* и *P. calcatum*, а по степени расчленения околоцветника и пропорциям плода, длине выступающей его верхушки, числу тычинок — к *P. aviculare*. По результатам многомерного анализа он расположен между этими группами, но большей частью включен в *P. aviculare*. Такую картину можно интерпретировать либо как проявление морфологического своеобразия некоторых самоопыляющихся линий *P. aviculare*, либо как результат повторного бэккроссинга *P. arenastrum* ($=P. aviculare \times P. calcatum$) с *P. aviculare*. Числа хромосом и высокая фертильность пыльцы образцов *P. neglectum* subsp. *neglectum* согласуются с обоими предположениями.

Вследствие сходства части образцов *P. neglectum* subsp. *neglectum* с *P. aviculare* и их приуроченности к более сухим и бедным почвам последние можно рассматривать как экотип *P. aviculare*. Особая структура корреляций у изученных нами образцов *P. neglectum* subsp. *neglectum* может быть связана с гетерогенностью этого таксона, представляющего смесь экотипов *P. aviculare*, гибридных линий от скрещивания *P. aviculare* с *P. arenastrum*, *P. calcatum*, а также их бэккроссов с *P. aviculare*. Таким образом, вопрос о природе *P. neglectum* subsp. *neglectum* требует дальнейшего изучения.

P. neglectum subsp. *rectum* по многим признакам близок к *P. aviculare*. Он обладает почти столь же высоким ростом, крупными листьями, почти таким же расчленением околоцветника ($2/3$) и числом тычинок (7.31). Однако разветвленный от основания стебель и слабо выраженная гетерофиллия сближают его с *P. arenastrum* и *P. calcatum*. По структуре корреляционных связей *P. neglectum* subsp. *rectum* в равной мере сходен с *P. aviculare* и *P. arenastrum*. По результатам многомерного анализа *P. neglectum* subsp. *rectum* он занимает между ними промежуточное положение, примыкая к *P. aviculare*. По-видимому, он тоже может быть результатом бэккроссинга *P. arenastrum* с *P. aviculare*.

У всех 5 таксонов обнаружены цитотипы $2n = 20, 40$, а у *P. aviculare*, *P. arenastrum*, *P. neglectum* subsp. *neglectum* и *P. neglectum* subsp. *rectum* — $2n = 60$. При этом у трех последних таксонов разброс хромосомных чисел оказался особенно велик. Высокополиплоидные цитотипы могут быть результатом как автополиплоидии, так и внутри- и межвидового скрещивания, сопровождаемого увеличением числа хромосом. Вследствие преобладания самоопыления автополиплоидия более вероятна, однако обычно сопряжена с падением фертильности. В связи с редкостью ауткроссинга возможность образования аллополиплоидов невелика, однако благодаря обилию цветков у спорышей шансы соматического удвоения хромосом у гибридных зародышей возрастают.

Триплоидные и пентаплоидные проростки, обнаруженные у всех представителей, могут быть результатом слияния редуцированных ($n = 10, 20, 30$) и нередуцированных ($n = 20, 40$) гамет одного или разных цитотипов при самоопылении, внутривидовой или межвидовой гибридизации. Так что хромосомные числа не дают однозначного подтверждения или опровержения гибридизации у спорышей.

Изучив изменчивость представителей подсекц. *Polygonum*, можно сделать вывод, что это группа близкородственных видов, представленных множеством преимущественно самоопыляющихся линий разного уровня пloidности (ди-, тетра- и гексплоидными) и изредка гибридизирующих между собой.

P. aviculare и *P. calcatum* обладают наиболее устойчивыми и контрастными признаками. Мы рассматриваем их в качестве исходных таксонов, за счет гибридизации которых могли возникнуть *P. arenastrum*, отчасти *P. neglectum* subsp. *neglectum* и *P. neglectum* subsp. *rectum*. Большую изменчивость и гетерогенность последних можно объяснить за счет происхождения от разных родительских линий или разнонаправленного скрещивания одних и тех же родителей, а сходство подвидов *P. neglectum* с *P. aviculare* можно отнести за счет бэккроссинга преимущественно с последним видом.

Возникшие фертильные гибриды спорышей способны закрепиться за счет самоопыления и увеличить свою численность в популяциях благодаря высокой семенной продуктивности. По нашим наблюдениям, гибриды у спорышей возникают параллельно и неоднократно в местах совместного произрастания разных видов и иногда образуют обширные заросли. В результате гибридизации границы между морфологически отличными таксонами могут стираться, что затрудняет идентификацию спорышей и создает проблемы в их и без того запутанной систематике.

Наши выводы о межвидовой гибридизации спорышей носят предварительный характер, поскольку для строгого доказательства гибридизации необходимо использование методов молекулярной биологии.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность Н. Н. Цвелёву за ценные консультации, М. Г. Пименову, П. Ю. Жмылеву и А. Б. Шипунову за полезное обсуждение и ценные замечания, М. В. Голубевой за собранный материал, А. П. Ситникову за ценную информацию. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-48957).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Р. Л., Колосова Л. Д. Корреляционные плеяды признаков *Veronica serpyllifolia* L., *V. chamaedrys* L., *V. krylovii* Schischk. // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 8. С. 1083—1094.
Ворошилова В. Н. К систематике спорышей средней полосы европейской части СССР // Бюл. ГБС. 1954. Вып. 18. С. 97—108.
Жукова П. Г. Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 1. С. 1511—1516.
Карташова Н. Н., Малахова Л. А., Козлова А. А. Числа хромосом представителей флоры Приобья. I. Числа хромосом некоторых видов растений Томской области // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1974. № 4. С. 114—119.

Колосова Л. Д. К вопросу об эволюции корреляционных плеяд // Журн. общ. биол. 1971. Т. 32. № 4. С. 409—416.

Колосова Л. Д. Сравнительный анализ изменчивости и корреляционных связей на примере некоторых представителей сем. Норичниковых (*Scrophulariaceae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1973. 18 с.

Комаров В. Л. Род *Polygonum* L. s. l. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 594—701.

Лакин Г. Ф. Биометрия. Изд. 4-е. М., 1990. 352 с.

Меньшикова Е. А. Анатомическая и кариологическая характеристика семейства гречишных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1964. 19 с.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосомных сосудистых растений из Приморья, Приамурья, Сахалина, Камчатки и Курильских островов // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 120—123.

Ростова Н. С. Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. 1. Естественные популяции *Leucanthemum vulgare* Lam. (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 11. С. 50—66.

Ростова Н. С. Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. 2. Популяции видов рода *Leucanthemum* (*Asteraceae*) в природе и в условиях культивирования // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 46—67.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Федорова А. А. Л., 1969. 926 с.

Цвелёв Н. Н. О видах секции *Polygonum* рода *Polygonum* L. в европейской части СССР // Новости систематики высших растений. Т. 15. Л., 1979. С. 128—142.

Цвелёв Н. Н. *Polygonum* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1989. Т. 4. С. 103—117.

Цвелёв Н. Н. *Polygonum* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 136—150.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Учебное пособие. Л., 1984. 287 с.

Шоферистова Е. Г. К методике окраски хромосом и пыльцы // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 1011—1012.

Юрцева О. В. Самоопыление у видов рода *Polygonum aviculare* L. (*Polygonum* subsect. *Polygonum*) // Бюл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 5. С. 61—67.

Янишевский Д. Е. *Polygonum salsugineum* Bieb. (Эколого-морфологический очерк) // Изв. краевед. Ин-та. Саратов, 1927. Т. 2. С. 1—23.

Bureau A. Flore du centre de la France. T. 2. 3 ed. Paris, 1857. 769 p.

Gasquez J., Compoint J.-P., Barralis G. et al. Essai de taxonomie d'une espèce adventice annuelle: *Polygonum aviculare* s. l. // An. Amélior. Plantes. 1978. T. 28. P. 567—577.

Geber A. M. Interplay of morphology and development on size inequality: a *Polygonum* greenhouse study // Ecological Monographs. 1989. Vol. 59. N 3. P. 267—288.

Graham S. A., Wood C. E. The genera of *Polygonaceae* in the Southeastern United States // J. Arnold Arboretum. Cambridge. 1965. Vol. 46. N 2. P. 91—121.

Grant V. Genetics of flowering plants. New York, USA, 1975.

Hickman J. Environmental unpredictability and plastic energy allocation strategies in the annual *Polygonum cascadenae* (*Polygonaceae*) // J. Ecol. 1975. Vol. 63. P. 689—702.

Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1899. Bd 2. Teil. 2. 705 S.

Krzák J. Chromosome numbers within *Polygonum aviculare* L. s. l. from Poland // Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 1982. T. 24. P. 1—10.

Lee H., Zangeri A. R., Garbutt K., Bazzaz F. A. Within and between species variation in response to environmental gradients in *Polygonum pensylvanicum* and *Polygonum virginianum* // Oecologia (Berlin). 1986. Vol. 68. P. 606—610.

Lembke J. Przyczynek do poznania drobnych gatunków należących do zbiorowego gatunku *Polygonum aviculare* L. // Acta Soc. Bot. Pol. 1948. Vol. 19. N 2. P. 201—207.

Lindman C. A. M. *Polygonum calcatum* nov. spec. inter. *Avicularia* // Botaniska Notiser. 1904. S. 139—144.

Lindman C. A. M. Wie ist Kollektiwart *Polygonum aviculare* zu spalten? // Svensk Botanisk Tidskrift. 1913. Bd 6. Hf. 3. S. 673—696.

Lonay H. Genèse et anatomy des Péricarpes ex des spermodermes de *Polygonum aviculare* L. // Mem. Soc. Royale Sci. Liege. Sér. 3. 1922. T. 11. P. 1—88.

Lousley J. E., Kent D. H. Docks and knotweeds of the British Isles // Bot. Soc. British Isles. London, 1981. 205 p.

Löve A. Taxonomical evaluation of polyploids // Caryologia. 1951. Vol. 3. P. 263—284.

Löve A., Löve D. Cytotaxonomic studies on boreal plants. I. Some observations on Swedish and Icelandic plants // Kgl. Fysiograf. Sällskap. Lund. Förh. 1942. Bd 12. N 6. S. 1—19.

Löve A., Löve D. Chromosome numbers of Northern plant species // Reykjavik, Iceland University. Institute of Applied Sciences. Dept. of Agriculture, Reports. 1948. Ser. B. N 3. P. 1—131.

Löve A., Löve D. Chromosomes and taxonomy of Eastern-North American *Polygonum* // Can. J. Bot. 1956a. Vol. 34. N 4. P. 501—521.

Löve A., Löve D. Cytotaxonomic conspectus of the Icelandic flora // Acta Horti Gotoburgensis. 1956b. Vol. 20. N 4. P. 65—291.

Meerts P., Briane J.-P., Lefèbvre C. A numerical taxonomy study of the *Polygonum aviculare* complex (*Polygonaceae*) in Belgium // Plant Syst. Evol. 1990. Vol. 173. P. 71—89.

Meerts P., Garnier E. Variation in relative growth rate and its components in the annual *Polygonum aviculare* in relation to habitat disturbance and seed size // Oecologia. 1996. Vol. 108. N 3. P. 438—445.

- Meerts P., Lefèbvre C. Population variation and adaptation in the specific complex *Polygonum aviculare* L. // Acta Oecologia. 1988. Vol. 9. N 1. P. 105—107.
- Meerts P., Vekemans X. Phenotypic plasticity as related to trampling within a natural population of *Polygonum aviculare* subsp. *aequale* // Acta Oecologia. 1991. Vol. 12. N 2. P. 203—212.
- Pauwels L. Études critiques sur quelques *Polygonum* de Belgique // Bul. Soc. Royale Bot. Belg. 1959. T. 91. N 2. P. 291—297.
- Queiros M. Numeros cromosómicos para a flora Portuguesa. 64—85 // Bol. Soc. Broter. 1983. Ser. 2. Vol. 56. P. 79—98.
- Raffaelli M. Contributi alla conoscenza del genere *Polygonum* L. 4. Le specie italiane della sect. *Polygonum* // Webbia. 1982. Vol. 35. N 2. P. 361—406.
- Rieseberg L. H. The role of hybridization in evolution: old wine in new skins // Amer. J. Bot. 1995. Vol. 82. N 7. P. 944—953.
- Rieseberg L. H., Carney S. E. Plant hybridization // New Phytologist. 1998. Vol. 140. P. 599—624.
- Schmid K. Untersuchungen an *Polygonum aviculare* s. l. in Bayern // Mitt. Bot. München. 1983. Bd 19. S. 29—149.
- Scholz H. Die Systematik des europäischen *Polygonum aviculare* L. I. Die Zweiteilung des *P. aviculare* nach Lindman und der Formenkreis des *P. aequale* Lindman // Ber. Deutsch Bot. Ges. 1958. Bd 71. Hf 10. S. 427—434.
- Scholz H. Die Systematik des europäischen *Polygonum aviculare* L. II. Die Arten und Sippen aus der Verwandtschaft des *P. heterophyllum* Lindman und der Formenkreis des *P. aequale* Lindman // Ber. Deutsch bot. Ges. Bd 72. Hf 1. S. 63—72.
- Scholz H. Bestimmungsschlüssel für die Sammelart *Polygonum aviculare* L. // Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg. 1960. S. 180—183.
- Strid A. IOPB Chromosome numbers reports 93 // Taxon. 1986. Vol. 35. N 4. P. 901—902.
- Styles B. T. Taxonomic and cytological studies in the genus *Polygonum*. Ph. D. Thesis, Oxford Univ., 1960. 196 p.
- Styles B. T. The taxonomy of *Polygonum aviculare* and its allies in Britain // Watsonia. 1962. Vol. 5. Pt 4. P. 177—214.
- Thomas S. C., Bazzaz F. A. The genetic component in plant size hierarchies: norms of reaction to density in a *Polygonum* species // Ecological Monographs. 1993. Vol. 63. N 3. P. 231—249.
- Webb D. A., Chater A. O., Akeroyd J. R. *Polygonum* L. // Flora Europaea. T. 1. 2 ed. Cambridge, 1993. P. 91—97.
- Wolf S. J., McNeill J. Synopsis and achene morphology of *Polygonum* section *Polygonum* (*Polygonaceae*) in Canada // Rhodora. 1986. Vol. 88. N 856. P. 457—479.
- Wolf S. J., McNeill J. Cytotaxonomic studies on *Polygonum* section *Polygonum* in eastern Canada and the adjacent United States // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65. P. 647—652.

SUMMARY

Populations of morphologically contrast forms (*P. aviculare*, *P. calcatum*) and plants possessing intermediate characters or mosaic character combinations (*P. arenastrum*, *P. neglectum* ssp. *neglectum* and *P. neglectum* ssp. *rectum*) were studied. According to the results of one-character and multivariate analyses (PCA, DA) of 19 characters *P. aviculare* and *P. calcatum* are the most distinct taxa, *P. arenastrum* is separated from both and situated between them. It shares some flower characters with *P. calcatum*, but its correlation matrix structure is similar to *P. aviculare*, so it could be their hybrid. According to flower and fruit characters and the results of PCA and DA *P. neglectum* ssp. *neglectum* and *P. neglectum* ssp. *rectum* are more similar to *P. aviculare*. They could be some variants of *P. aviculare* or backcrosses of *P. arenastrum* and *P. aviculare*. *P. calcatum* has 20, 40 chromosomes, the other taxa — 20, 40, 60. Subsection *Polygonum* is a group of close related species and their hybrids, each represented by numerous self-pollinated lines (di-, tetra- and hexaploids).

УДК 581.1

© С. Н. Шереметьев

ВОДНЫЙ РЕЖИМ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ГРАДИЕНТЕ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ. IV. ОСМОТИЧЕСКОЕ ДАВЛЕНИЕ КЛЕТОЧНОГО СОКА

S. N. SHEREMETJEV. WATER REGIME OF HERBACEOUS PLANTS ON A SOIL MOISTURE GRADIENT.
IV. OSMOTIC PRESSURE

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс: (812) 234-45-12
E-mail: snsh@nm.ru
Поступила 26.06.2002

Проведен анализ осмотического давления клеточного сока в листьях 40 видов травянистых растений из 9 сообществ, произрастающих на широком градиенте влажности почвы. Весь массив исходных данных осмотического давления имеет среднее значение $\bar{x} = 2.08$ МПа. Типичные значения этого показателя на градиенте влажности почвы не превышают 3.26 МПа. Статистические параметры осмотического давления у видов однодольных и двудольных склерофитов практически не различаются. Соответствующие средние значения этого признака равны 2.11 и 2.03 МПа. Типичные значения осмотического давления для однодольных склерофитов находятся в пределах 1.38—3.06 МПа, для двудольных — между 1.24—3.25 МПа. Показана тесная связь осмотического давления клеточного сока с водоненностью листьев. Предложена модель для расчета недостающих значений осмотического давления по известным величинам содержания воды и дефицита водного насыщения. Средние для каждого экотопа уровни осмотического давления тесно связаны с влажностью почвы. Ширина зоны разброса средневидовых величин незначительно увеличивается от гумидной к аридной части градиента. Это иллюстрируется сравнением трендов минимальных и максимальных для каждого сообщества средневидовых значений осмотического давления. Изучение структурно-функциональных корреляций показало, что осмотическое давление связано у однодольных растений с проводящей тканью и губчатой паренхимой, у двудольных — с проводящей тканью и паренхимой обкладкой пучков. Определены величины активности и коэффициента активности воды у изученных растений. Показана динамика этих показателей на градиенте влажности почвы. Диапазон активности воды 0.980—0.985 является, судя по всему, зоной переходных процессов, в которой функционирование находится на нижней границе нормальной жизнедеятельности без развития водного стресса. При выходе из этой зоны в сторону увеличения активности воды происходит активизация процессов жизнедеятельности. В противоположном направлении начинают развиваться водный стресс и противоборствующие ему стабилизирующие явления. Это связано, по-видимому, с резким увеличением коэффициента активности воды и усилением регуляторных процессов, стабилизирующих функционирование с помощью отрицательных обратных связей. Сделано предположение, что почти на всем протяжении градиента влажности почвы нет местообитаний, которые принято называть «стрессовыми». Экологические условия этих местообитаний, как правило, соответствуют физиологическим нормам реакций растений-доминантов и эдификаторов сообществ. Виды в каждом местообитании полностью соответствуют экологической и фитоценотической обстановке. Внутриэкотопическая изменчивость признаков, напротив, может отражать степень давления условий произрастания на функционирование растений. Таким образом, в пределах одного экотопа можно наблюдать такие обратимые состояния функционирования, которые свидетельствуют о водном стрессе у растений. В противоположность этому необратимые изменения функционирования на градиенте влажности почвы отражают эволюционные изменения видов, направленные на освоение ими новых экологических ниш.

Ключевые слова: травянистые растения, водный режим, осмотическое давление клеточного сока, градиент влажности почвы, однодольные растения, двудольные растения.

Осмотическое давление является одним из важнейших показателей водного режима растений. Его исследованию в полевых условиях у дикорастущих растений придется особое значение. В обобщающих сводках Г. Вальтера (1969, 1974, 1975)

можно найти величины осмотического давления для типичных представителей сообществ разных климатических зон. Большой вклад в изучение осмотического давления внесла В. М. Свешникова (1956а, б, 1962, 1979). Исследованию этого показателя уделялось внимание в целом ряде работ (Бобровская, 1968; Свешникова, Бобровская, 1969; Горшкова, 1971; Измайлова, 1977, 1978; Банникова и др., 1982; Medina, Francisco, 1994; Zots, Winter, 1994; Johnson et al., 1996; Linton, Nobel, 1999, и др.). Осмотическое давление как важная составляющая водного потенциала рассматривается в обзорных и теоретических работах (Слейчер, 1970; Нобел, 1973; Nobel, 1983, 1991; Boyer, 1985; Steudle, 1989; Sitaramam, Madhavarao, 1997; Мелешенко, 2001). Мы попытаемся дополнить существующую в литературе информацию количественным описанием изменений осмотического давления клеточного сока листьев у ряда видов на градиенте влажности почвы. С этой целью в статье: 1) дается статистическая характеристика осмотического давления на градиенте влажности почвы; 2) проводится анализ закономерностей изменения средних показателей и их варьирования на этом градиенте.

Материал и методика

Исследования проводили в вегетационные периоды 1982—1989 гг. в 9 сообществах травяных экосистем, расположенных более или менее равномерно на широком градиенте влажности почвы (от 13 до 120 мм в верхнем 30-сантиметровом слое почвы) (табл. 1, сообщества под номерами 2, 3, 5, 6, 8—11, 13).

Объектами наблюдений были представители 40 видов растений, из которых подавляющее большинство составляют поликарпические травы, и два относятся к полукустарничкам (*Anabasis brevifolia* С. А. Мей. и *Artemisia frigida* Willd.). Поскольку некоторые виды встречались не в одном, а в разных сообществах, то число объектов наблюдений было несколько больше, чем видов, а именно — 46 (табл. 2). Исходя из закономерностей (которые будут описаны ниже) определены расчетные значения осмотического давления у видов сообществ 1, 4, 7, 12 и 14 (табл. 2).

Осмотическое давление клеточного сока определялось криоскопическим методом. Параллельно вели наблюдения за температурой и влажностью воздуха и почвы, освещенностью.

Были подробно изучены структурные характеристики листьев (парциальные объемы эпидермиса, губчатой и столбчатой паренхимы, паренхимной обкладки пучков, проводящей ткани, водоносной паренхимы, межклеточных пространств столбчатой и губчатой паренхимы, воздушных полостей) у 24 видов растений, произрастающих в Хопёрском заповеднике (сообщества под номерами 1, 7, 12 и 14; табл. 1, 2). Измерения площадей поперечного сечения и парциальных объемов клеток и тканей проводили в 4—7-кратной повторности с использованием программы UTHSCSA Image Tool (<http://macorb.uthscsa.edu/dig/itdesc.html>).

Данные обрабатывали с помощью стандартных статистических методов. Множественный регрессионный анализ проводили с помощью программы StepRegression (<http://excelstat.newmail.ru>). Эта программа позволяет проводить симметризирующие преобразования переменных, оценивать вес влияния каждой переменной на отклик и подбирать наиболее адекватную реальным данным структуру уравнений (см.: Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990).

Коэффициенты парной (r^2) и множественной (R^2) детерминации, приводимые в работе, статистически достоверны на доверительном уровне $P = 0.95$.

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика сообществ и условий произрастания во время проведения наблюдений

№ участ-ка	Характеристика сообщества	Место и год проведения наблюдений	Средние значения за период наблюдений				
			запаса влаги в 30-сантиметровом слое почвы, мм	температуры воздуха, °С	дефицита влажности воздуха, мб	относительной влажности воздуха, %	освещенности кал · см ² · мин ⁻¹
1	Разнотравно-днепровскоковыльное (псаммофитная степь, почвы дернового ряда с песчаным аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1996 г.)	3.9	34.7	44.1	20.0	0.75
2	Ковыльково-луково-баглуговое (остепненная пустыня, палево-бурая супесчаная почва) (естественное местообитание)	Сомон Шинэ-Джинст, Заалтайская Гоби, Монголия (1983 г.)	13.1	23.7	20.4	30.0	0.81
3	Псаммофитно-степное злаковое (псаммофитная степь, почвы дернового ряда с песчаным аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1982 г.)	13.6	22.9	14.6	47.5	—
4	Ковыльково-луково-баглуговое (остепненная пустыня, палево-бурая супесчаная почва) (участок с искусственным поливом)	Сомон Шинэ-Джинст, Заалтайская Гоби, Монголия (1983 г.)	21.2	23.7	20.4	30.0	0.81
5	Твердосочково-змейковое (остепненный луг, почвы дернового ряда с песчаным и супесчаным аллювием)	Пойма р. Орхон, сомон Шаамар, Северная Монголия (1988 г.)	37.1	24.2	13.4	55.5	0.87
6	Ковыльно-разнотравно-вострецовое (настоящая степь, лугово-каштановая остепненная почва)	Сомон Тумен-цогт, Восточная Монголия (1984—1985 гг.)	50.3	21.1	11.6	53.5	0.77
7	Кровохлебковое (среднепоемный настоящий луг, почвы лугового ряда с суглинистым аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1997 г.)	55.9	26.1	19.1	43.0	0.78
8	Крупноразнотравное (среднепоемный настоящий луг, почвы лугового ряда с супесчаным и суглинистым аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1982 г.)	66.8	18.8	8.8	59.5	—

9	Крупноразнотравное с осокой лисей (долгопоемный настоящий луг, почвы лугового ряда с суглинистым аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1982 г.)	93.0	20.5	9.8	59.0	—
10	Злаково-осоковое (долгопоемный настоящий луг, почвы болотного ряда с глинистым и иловатым аллювием)	Пойма р. Орхон, сомон Шаамар, Северная Монголия (1986 г.)	99.6	21.8	8.6	67.0	1.24
11	Осоково-разнотравнозлаковое (долгопоемный настоящий луг, почвы лугового ряда с суглинистым аллювием)	Пойма р. Орхон, сомон Шаамар, Северная Монголия (1987 г.)	104.0	22.3	14.2	47.0	0.84
12	Крупноразнотравно-дернистоосоковое (заболоченный луг, почвы болотного ряда с глинистым и иловатым аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1995 г.)	111.5	25.3	18.4	43.0	0.71
13	Злаково-богаторазнотравное (заболоченный луг, почвы лугового ряда с суглинистым аллювием)	Пойма р. Орхон, сомон Шаамар, Северная Монголия (1987 г.)	123.5	22.6	13.7	50.0	1.31
14	Остроосоковое (участок прибрежноводной растительности, песчаная почва прибрежной зоны озера)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1996 г.)	143.9	21.6	11.6	55.0	0.26

ТАБЛИЦА 2

Средние значения и показатели вариации осмотического давления (OP , МПа) клеточного сока и расчетные значения активности воды (a_w , безразмерная величина), концентрации воды (c_w , безразмерная величина), коэффициента активности воды (γ_w , безразмерная величина)

№ участка (соответствует табл. 1)	№ объекта	Вид	Экологический тип	OP				a_w	c_w	γ_w
				n	$\bar{x}$	s_x	C_v , %			
1	1	<i>Artemisia austriaca</i> Jacq.	К	3.99				0.9718	0.323	3.008
	2	<i>Carex colchica</i> J. Gay	К	3.58				0.9747	0.476	2.046
	3	<i>Galium ruthenicum</i> Willd.	К	3.53				0.9750	0.335	2.913

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

№ участ- ка (соот- ветствует табл. 1)	№ объ- екта	Вид	Экологи- ческий тип	OP				a_w	c_w	γ_w
				n	$\bar{x}$	s_x	$Cv, \%$			
	4	<i>Stipa borysthenica</i> Klok. ex Prokud.	K		4.25			0.9699	0.570	1.701
	5	<i>Trifolium arvense</i> L.	K		3.76			0.9734	0.280	3.471
	6	<i>Veronica spicata</i> L.	K		4.39			0.9690	0.254	3.814
Средние для сообщества					3.92			0.9723	0.373	2.825
2	7	<i>Allium polyrhizum</i> Turcz. ex Regel	C	18	1.65	0.20	12.1	0.9879	0.805	1.228
	8	<i>Anabasis brevifolia</i> C. A. Mey.	CK	17	5.24	0.91	17.3	0.9616	0.662	1.453
	9	<i>Stipa glareosa</i> P. Smirn.	MK	17	3.46	1.11	32.0	0.9746	0.732	1.331
Суммы и средние для сообщества				52	3.42	1.69	49.5	0.9747	0.733	1.337
3	10	<i>Artemisia marschalliana</i> Spreng.	MK	12	1.60	0.15	9.1	0.9883	0.801	1.234
	11	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	K	12	1.79	0.34	18.8	0.9868	0.922	1.070
	12	<i>Potentilla arenaria</i> Borkh.	MK	9	2.61	0.79	30.4	0.9808	0.759	1.292
	13	<i>Stipa borysthenica</i>	K	9	3.28	0.62	18.8	0.9759	0.906	1.078
	14	<i>Veronica spicata</i>	K	9	2.51	0.64	25.5	0.9816	0.761	1.289
Суммы и средние для сообщества				51	2.28	0.80	35.0	0.9827	0.830	1.193
4	15	<i>Allium polyrhizum</i>	C		1.50			0.9890	0.831	1.190
	16	<i>Anabasis brevifolia</i>	CK		1.88			0.9862	0.750	1.315
	17	<i>Stipa glareosa</i>	MK		2.82			0.9793	0.753	1.301
Средние для сообщества					2.06			0.9849	0.778	1.269
5	18	<i>Carex duriuscula</i> C. A. Mey.	K	27	2.67	0.42	15.8	0.9804	0.778	1.260
	19	<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng	K	27	1.95	0.32	16.7	0.9858	0.853	1.156
	20	<i>Leymus chinensis</i> (Trin.) Tzvel.	K	27	2.14	0.32	14.8	0.9844	0.898	1.096
	21	<i>Potentilla bifurca</i> L.	MK	27	2.39	0.29	12.3	0.9825	0.805	1.221
Суммы и средние для сообщества				108	2.29	0.44	19.0	0.9833	0.834	1.183
6	22	<i>Artemisia frigida</i> Willd.	MK	51	2.02	0.74	36.6	0.9850	0.718	1.372
	23	<i>Iris dichotoma</i> Pall.	C	51	1.54	0.20	12.7	0.9886	0.886	1.116
	24	<i>Leymus chinensis</i>	MK	51	2.47	0.61	24.6	0.9817	0.872	1.126
	25	<i>Potentilla tanacetifolia</i> Willd. ex Schlecht.	MK	48	2.27	0.40	17.7	0.9832	0.766	1.284
	26	<i>Pulsatilla turczaninowii</i> Kryl. et Serg.	MK	51	2.56	0.61	23.8	0.9811	0.857	1.145

	27	<i>Stipa krylovii</i> Roshev.	K	51	2.63	0.62	23.5	0.9805	0.766	1.280
Суммы и средние для сообщества				303	2.25	0.67	29.9	0.9834	0.811	1.220
7	28	<i>Calamagrostis epigeios</i>	MK		2.33			0.9830	0.842	1.168
	29	<i>Carex melanostachya</i> Bieb. ex Willd.	MK		2.43			0.9823	0.784	1.253
	30	<i>Galium ruthenicum</i>	MK		1.99			0.9855	0.787	1.252
	31	<i>Lythrum virgatum</i> L.	KM		2.33			0.9831	0.794	1.238
	32	<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	KM		2.04			0.9852	0.894	1.102
	33	<i>Tanacetum vulgare</i> L.	M		1.90			0.9862	0.859	1.148
Средние для сообщества					2.17			0.9842	0.827	1.193
8	34	<i>Carex melanostachya</i>	K	9	2.55	0.29	11.5	0.9810	0.839	1.170
	35	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	KM	9	2.25	0.24	10.6	0.9832	0.867	1.134
	36	<i>Galium rubioides</i> L.	MK	9	1.87	0.15	8.3	0.9861	0.843	1.170
	37	<i>Sanguisorba officinalis</i>	M	8	1.89	0.33	17.3	0.9860	0.922	1.069
Суммы и средние для сообщества				35	2.15	0.38	17.7	0.9841	0.868	1.136
9	38	<i>Carex vulpina</i> L.	MK	12	2.07	0.24	11.6	0.9847	0.875	1.126
	39	<i>Cirsium incanum</i> (S. G. Gmel.) Fisch.	M	12	1.56	0.08	5.1	0.9885	0.865	1.143
	40	<i>Galium rubioides</i>	MK	12	1.67	0.14	8.1	0.9877	0.874	1.130
	41	<i>Veronica longifolia</i> L.	KM	9	1.98	0.26	13.0	0.9853	0.885	1.113
	42	<i>Vicia cracca</i> L.	M	12	1.75	0.33	18.7	0.9871	0.851	1.160
Суммы и средние для сообщества				57	1.79	0.29	16.3	0.9866	0.870	1.134
10	43	<i>Alopecurus arundinaceus</i> Poir.	MK	36	1.61	0.32	19.6	0.9881	0.927	1.066
	44	<i>Carex atherodes</i> Spreng.	MK	39	2.15	0.47	21.8	0.9841	0.908	1.084
	45	<i>C. lithophila</i> Turcz.	MK	39	2.28	0.41	17.9	0.9832	0.842	1.168
	46	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	MK	33	2.13	0.37	17.1	0.9843	0.859	1.146
	47	<i>Iris sibirica</i> L.	C	39	2.03	0.31	15.4	0.9850	0.855	1.152
	48	<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert.	KM	39	1.75	0.37	21.3	0.9871	0.931	1.060
	49	<i>Polygonum sibiricum</i> Lxm.	M	39	1.27	0.40	31.3	0.9906	0.929	1.066
Суммы и средние для сообщества				264	1.89	0.51	26.8	0.9861	0.893	1.106
11	50	<i>Agrostis mongholica</i> Roshev.	MK	30	1.64	0.34	20.6	0.9880	0.885	1.116
	51	<i>Anemone dichotoma</i> L.	M	30	2.15	0.29	13.4	0.9842	0.856	1.150
	52	<i>Carex atherodes</i>	MK	30	1.81	0.29	16.2	0.9867	0.884	1.116
	53	<i>Poa angustifolia</i> L.	K	30	1.68	0.38	22.9	0.9876	0.883	1.119
	54	<i>Thalictrum simplex</i> L.	KM	30	1.85	0.20	10.6	0.9864	0.839	1.176
	55	<i>Vicia cracca</i>	M	30	1.52	0.29	19.0	0.9888	0.840	1.177
Суммы и средние для сообщества				180	1.77	0.36	20.3	0.9869	0.865	1.142

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

№ участ- ка (соот- ветствует табл. 1)	№ обь- екта	Вид	Экологи- ческий тип	OP				a_w	c_w	γ_w
				n	$\bar{x}$	s_x	$Cv, \%$			
12	56	<i>Carex cespitosa</i> L.	МК		2.16			0.9840	0.766	1.285
	57	<i>Filipendula ulmaria</i>	КМ		2.43			0.9821	0.709	1.385
	58	<i>Iris pseudacorus</i> L.	КМ		1.83			0.9865	0.766	1.288
	59	<i>Sanguisorba officinalis</i>	М		1.93			0.9857	0.882	1.117
	60	<i>Valeriana wolgensis</i> Kazak.	КМ		1.59			0.9883	0.842	1.173
	61	<i>Veronica longifolia</i>	КМ		1.93			0.9858	0.818	1.205
Средние для сообщества					1.99			0.9854	0.797	1.242
13	62	<i>Artemisia laciniata</i> Willd.	М	24	1.51	0.13	8.7	0.9889	0.801	1.235
	63	<i>Bromopsis inermis</i> (Leys.) Holub	МК	21	1.79	0.17	9.4	0.9869	0.914	1.080
	64	<i>Hemerocallis minor</i> Mill.	С	24	1.67	0.17	10.3	0.9877	0.903	1.094
	65	<i>Leymus chinensis</i>	МК	24	2.12	0.37	17.7	0.9844	0.912	1.079
	66	<i>Potentilla anserina</i> L.	М	21	1.78	0.28	15.9	0.9869	0.816	1.209
	67	<i>Sanguisorba officinalis</i>	М	24	2.06	0.20	9.9	0.9848	0.850	1.159
Суммы и средние для сообщества				138	1.82	0.32	17.4	0.9866	0.866	1.143
14	68	<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	Гд		1.17			0.9913	0.973	1.019
	69	<i>Butomus umbellatus</i> L.	Гд		1.28			0.9905	0.875	1.132
	70	<i>Carex acuta</i> L.	Гг		1.93			0.9858	0.876	1.125
	71	<i>Lycopus europaeus</i> L.	Гг		1.49			0.9890	0.898	1.101
	72	<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	Гд		1.11			0.9918	0.975	1.017
	73	<i>Sparganium erectum</i> L.	Гд		1.44			0.9894	0.848	1.167
Средние для сообщества					1.40			0.9896	0.908	1.093

Примечание. n — число наблюдений, $\bar{x}$ — средние, s_x — стандартные отклонения, Cv — коэффициенты вариации. Экологический тип по отношению к почвенному увлажнению: Гд — гидрофит, Гг — гигрофит, М — мезофит, КМ — ксеромезофит, МК — мезоксерофит, К — ксерофит, С — суккулент, СК — суккулент с коронарным синдромом (по: Шереметьев, 1990, с изменениями). В строках с отсутствующими значениями чисел наблюдений, стандартных отклонений и коэффициентов вариации значения осмотического давления получены расчетным путем по уравнению 1.

Статистический анализ осмотического давления клеточного сока листьев у видов однодольных и двудольных растений

Весь массив исходных данных осмотического давления имеет среднее значение $\bar{x} = 2.08$ МПа и стандартное отклонение $s_x = 0.71$ МПа ($n = 1188$). Ряд распределения имеет положительную асимметрию с модой, равной 1.68 МПа, а 90 % его значений (вариант) находятся в диапазоне 1.32—3.26 МПа (квантили порядков 0.05 и 0.95) (5%-й вариант выше квантили 0.95 распределены в диапазоне 3.26—6.16 МПа).

Однако это касается всего массива исходных данных. Если провести более детальное исследование, разбив выборку на группы однодольных и двудольных растений и выделив из этих групп виды со способностью накапливать воду в специализированных тканях (суккуленты¹), то картина статистического описания заметно изменится.

Рассмотрим несуккулентные виды (склерофиты) однодольных и двудольных растений. Статистические параметры осмотического давления у этих групп растений настолько близки (табл. 3), что эти две выборки можно объединить в одну. С другой стороны, у однодольных суккулентов осмотическое давление несколько меньше, чем у склерофитов, а у двудольного суккулента (*Anabasis brevifolia*) с C_4 -САМ метаболизмом (Гамалей, Шийрэвдамба, 1988) оно значительно (более чем в 2 раза) превышает средние величины у других групп растений (табл. 3). Это может быть связано с тем, что у растений, фотосинтезирующих по C_4 -САМ типу, осмотически активные вещества накапливаются в большом количестве в вакуолях клеток водоносной паренхимы (Гамалей, 1988). Исследованные нами однодольные суккуленты, имеющие C_3 фотосинтетический метаболизм, таким свойством, судя по всему, не обладают.

Наибольшие различия между склерофитами и однодольными суккулентами проявляются в аридной части градиента,² в средней его части эти различия сглаживаются, в гумидной — средние величины для всех групп растений практически одинаковы (рис. 1).

ТАБЛИЦА 3

Статистические показатели осмотического давления (МПа) клеточного сока в листьях разных групп растений

Группа	<i>n</i>	$\bar{x}$	S_x	<i>Mo</i>	<i>Me</i>	$q_{0.05}$	$q_{0.95}$
Склерофиты							
однодольные	546	2.11	0.56	1.92	2.04	1.38	3.06
двудольные	493	2.03	0.65	2.04	1.98	1.24	3.25
Суккуленты							
однодольные	132	1.72	0.31	1.68	1.68	1.32	2.34
двудольные	17	5.24	0.91	5.74	5.50	3.46	6.15
Все виды	1188	2.08	0.71	1.68	1.95	1.32	3.26

Примечание. *Mo* — мода, *Me* — медиана, $q_{0.05}$ — квантиль порядка 0.05, $q_{0.95}$ — квантиль порядка 0.95.

¹ К числу однодольных суккулентов относятся (из перечисленных в табл. 2) следующие виды: *Allium polyrhizum*, *Heimerocallis minor*, *Iris dichotoma*, *I. pseudacorus*, *Iris sibirica*, а также *Butomus umbellatus* (с водоносной обкладкой пучков) и *Sparganium erectum* (имеющий специализированную водоносную ткань). В группе двудольных растений имеется только один суккулент (с коронарной обкладкой пучков) — *Anabasis brevifolia*.

² Для удобства анализа градиент влажности почвы был разделен на три примерно равные части: аридную с запасами воды (в слое почвы 0—30 см) до 50 мм, среднюю — с запасами воды от 50 до 100 мм и гумидную — с запасами воды от 100 до 150 мм.

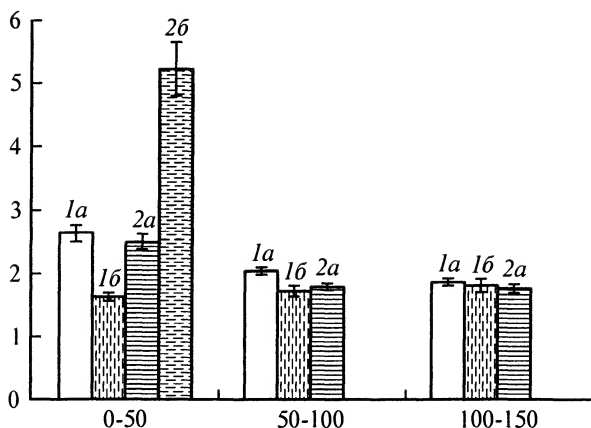


Рис. 1. Осмотическое давление клеточного сока листьев однодольных склерофитов (1а) и суккулентов (1б) и двудольных склерофитов (2а) и суккулента (2б).

По оси абсцисс — запас воды в верхнем (0—30 см) слое почвы, мм. По оси ординат — осмотическое давление, МПа.

Связь осмотического давления клеточного сока с оводненностью листьев

При изменениях содержания воды в клетках и тканях изменяется и осмотическое давление, поскольку оно зависит от концентрации воды (Слейчер, 1970). На примере некоторых видов показаны тесные связи между относительным содержанием воды и осмотическим давлением (и водным потенциалом) (см.: Слейчер, 1970, с. 160—161). Мы проанализируем межвидовые корреляции между осмотическим давлением и другими характеристиками водного режима. Такие корреляции могут оказаться очень полезными, поскольку позволят рассчитать значения осмотического давления для видов, у которых данный показатель не был исследован.

Сравнение средневидовых величин осмотического давления, клеточного сока и содержания воды в листьях растений показало наличие очень тесной зависимости между этими параметрами ($r^2 = 0.687$; рис. 2, а). Этой зависимости подчиняются как суккулентные, так и несуккулентные однодольные и двудольные растения. Только у *Anabasis brevifolia* сочетание осмотического давления и содержания воды (5.24 МПа и $2.096 \text{ г}_{\text{воды}} \cdot \text{г}_{\text{сух. массы}}^{-1}$) совершенно не вписывается в указанную зависимость. Это, возможно, связано со структурными особенностями растений с C_4 -САМ фотосинтетическим метаболизмом, коронарная суккулентность которых характеризуется еще большим (по сравнению с суккулентами) усложнением тканевой структуры мезофилла (Гамалей, Шийрэвдамба, 1988). Так, по нашим неопубликованным данным, у *Haloxylon ammodendron*³ (вида, который также отнесен к суккулентам с коронарным синдромом: Гамалей, Шийрэвдамба, 1988) сочетание осмотического давления и содержания воды (4.18 МПа и $3.342 \text{ г}_{\text{воды}} \cdot \text{г}_{\text{сух. массы}}^{-1}$ при соответствующих числах наблюдений 36 и 276) сходно с подобным сочетанием у *Anabasis brevifolia*. Это сочетание характеризуется повышенной концентрацией воды при очень высоком осмотическом давлении клеточного сока. Если бы *Anabasis brevifolia* и *Haloxylon ammodendron* подчинялись описанной зависимости (рис. 1, а), то осмотическое давление в их ассимилирующих органах (при указанных выше значениях оводненности) было бы примерно в 2.5 раза меньше.

Кроме связи между осмотическим давлением и содержанием воды в листьях, обнаружена также корреляция осмотического давления клеточного сока с дефицитом водного насыщения. Эта корреляция выражена слабо ($r^2 = 0.175$; рис. 2, б), однако

³ Наблюдения проводили над деревьями, произраставшими на грядово-бугристых песках Заалтайской Гоби Монголии, вблизи поселка Эхийн-Гол.

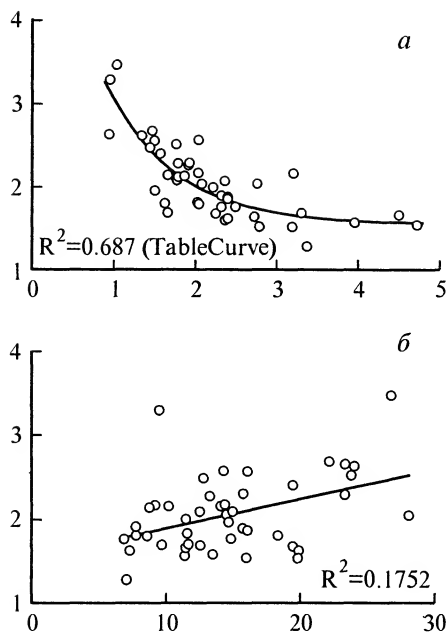


Рис. 2. Зависимость осмотического давления клеточного сока от содержания воды и дефицита водного насыщения в листьях растений.

По осям абсцисс: *a* — содержание воды, $\Gamma_{\text{воды}} \cdot \Gamma_{\text{сух. массы}}^{-1}$; *б* — дефицит водного насыщения, %. По осям ординат — осмотическое давление, МПа.

статистически достоверна. Множественный регрессионный анализ показал, что эта переменная может быть сохранена в уравнении регрессии:

$$y = a \exp (b [c Z_1 + d Z_2]) + e,$$

где

$$Z_1 = f + g \ln (X_1 + h),$$

$$Z_2 = k + l \ln (X_2 + m),$$

y — осмотическое давление клеточного сока, МПа; X_1 — содержание воды в листьях растений, $\Gamma_{\text{воды}} \cdot \Gamma_{\text{сух. массы}}^{-1}$; X_2 — дефицит водного насыщения, %; a (1.248), b (0.332), c (−0.734), d (0.231), e (0.724), f (−2.037), g (2.785), h (−9.969), k (−5.816), l (2.333), m (−1.601) — коэффициенты. Коэффициент множественной детерминации $R^2 = 0.669$. Фактический F-критерий равен 42.4, частные F-критерии составляют 64.8 для содержания воды и 6.4 для дефицита водного насыщения. Анализ остатков показал достаточно высокую для такого изменчивого материала точность модели: средняя относительная ошибка аппроксимации составила 9.5 %, средняя квадратичная — 11.7 %, коэффициент несовпадения Тейла (см.: Гильманов, 1978) — 6.0 %. Графический анализ остатков (который мы здесь не приводим в силу его громоздкости) свидетельствует о хорошем качестве аппроксимации исходных данных моделью.

Мы использовали эту модель для расчета недостающих y ряда видов растений значений осмотического давления по известным величинам содержания воды и дефицита водного насыщения (табл. 2; в строках с расчетными значениями отсутствуют данные по числу наблюдений и варьированию признака). В дальнейшем в анализ включены как реальные, так и расчетные величины осмотического давления (на рис. 3 они помечены черными точками).

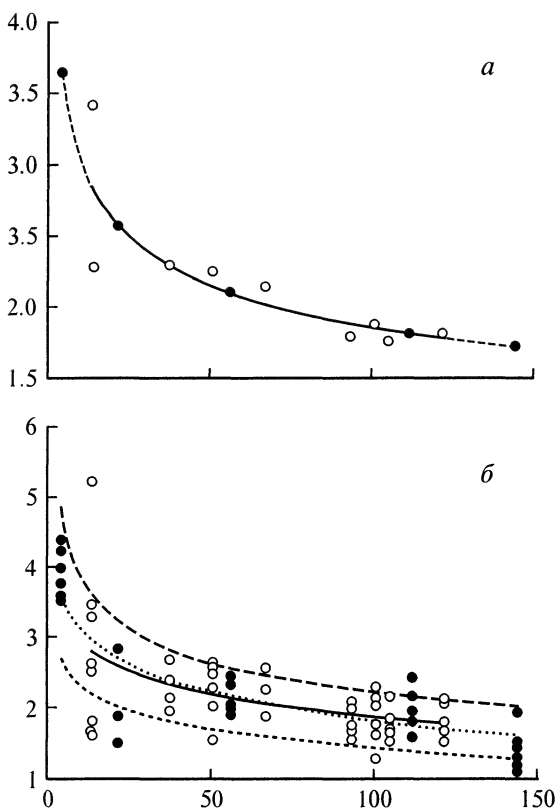


Рис. 3. Динамика осмотического давления на градиенте влажности почвы: *а* — средних уровней, *б* — средневидовых значений и трендов минимальных (нижняя линия) и максимальных (верхняя линия) для каждого участка средневидовых величин.

Белыми символами показаны фактические данные (сплошные линии регрессии), черными — расчетные значения. Прерывистые линии регрессии даны для совокупности фактических и расчетных величин осмотического давления. По осям абсцисс — запас воды в почве, мм. По осям ординат — осмотическое давление, МПа.

Динамика осмотического давления клеточного сока

Множественный регрессионный анализ показал, что основным фактором среды, воздействующим на осмотическое давление клеточного сока в листьях растений, является влажность почвы. Рассмотрим, как изменяются различные средние величины на градиенте влажности почвы. С этой целью целесообразно провести анализ: 1) средних уровней (средних для каждого сообщества значений); 2) средневидовых значений всего массива данных.

Динамика средних уровней осмотического давления на градиенте влажности почвы. Средние уровни осмотического давления тесно связаны с влажностью почвы (рис. 3, *а*; коэффициент детерминации для совокупности фактических и расчетных данных равен 0.875, только для фактических — $r^2 = 0.735$). Зависимость средних для экотопов величин осмотического давления от влажности почвы можно описать простым уравнением:

$$y = a \cdot x^b,$$

где y — осмотическое давление, МПа, x — запас воды в верхнем (0—30 см) слое почвы, мм; a (4.823), b (−0.206) — коэффициенты. С помощью этого уравнения легко

и достаточно точно можно определять величины осмотического давления, характерные для разных условий почвенного увлажнения.

Из анализа линии регрессии (рис. 3, а) видно, что на большем протяжении градиента влажности почвы (в его гумидной и средней частях) осмотическое давление изменяется незначительно — от 1.73 МПа (в точке с запасами воды в почве 144 мм) до 2.15 МПа (в точке с запасами воды 50 мм). Скорость изменений осмотического давления на этом промежутке градиента составляет примерно $0.004 \text{ МПа} \cdot \text{мм}^{-1}$. В аридной части градиента эта скорость увеличивается более чем в 7 раз и равна примерно $0.032 \text{ МПа} \cdot \text{мм}^{-1}$. Таким образом, в точке градиента с запасами воды 4 мм достигается значительная величина осмотического давления 3.6 МПа. Отсюда видно, что скорость реакции растений на изменения условий увлажнения экотопа значительно выше в аридной части градиента по сравнению с более обеспеченными водой его частями.

Динамика средневидовых значений осмотического давления на градиенте влажности почвы. Ширина зоны разброса средневидовых значений осмотического давления в средней и гумидной частях градиента влажности почвы изменяется незначительно. Это видно из анализа трендов максимальных и минимальных для каждого участка средневидовых величин этого показателя водного режима (рис. 3, б). Разность между указанными трендами изменяется (против градиента влажности почвы) от 0.75 до 0.93 МПа. В самой сухой точке градиента эта разность составляет 2.15 МПа, т. е. увеличивается более чем в 2 раза. Отсюда видно, что разнообразие видоспецифических реакций осмотического давления клеточного сока на изменения условий почвенного водоснабжения определенно выше в аридной части градиента по сравнению со средней и гумидной его частями. Это наблюдалось, несмотря на то что в аридной части градиента были исследованы растения только трех экологических групп: мезоксерофиты, ксерофиты и суккуленты. В средней части градиента влажности почвы изучались представители мезофитов, ксеромезофитов, мезоксерофитов, ксерофитов и суккулентов, а в гумидной его части, кроме этих групп, также виды гидрофитов и гигрофитов (рис. 4). Видно, что растения ксерофитной организации в аридной части градиента демонстрируют более широкий спектр видоспецифических реакций осмотического давления на изменения увлажненности экотопов, чем виды мезофитной организации в более влажных местообитаниях. У некоторых видов в аридной части градиента (*Allium polyrhizum*, *Artemisia marschalliana*, *Calamagrostis epigeios*) осмотическое давление может оставаться на очень низком уровне, сравнимом с таковым у растений гумидных экотопов. У других видов в засушливых условиях

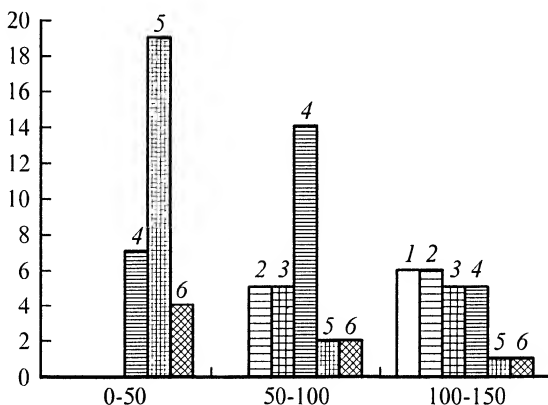


Рис. 4. Распределение экологических типов растений на градиенте влажности почвы.

1 — гигрофиты и гидрофиты, 2 — мезофиты, 3 — ксеромезофиты, 4 — мезоксерофиты, 5 — ксерофиты, 6 — суккуленты и суккуленты с коронарным синдромом. По оси абсцисс — запас воды в почве, мм. По оси ординат — число видов.

произрастания осмотическое давление может повышаться до 3—4.5 МПа и более (рис. 3, б).

Такие различия могут быть связаны с неодинаковым состоянием воды в растениях (ее концентрации и активности, см. раздел «Термодинамический аспект водного режима») и, как следствие этого, неодинаковым значением осмотической регуляции водообмена. У растений с низким осмотическим давлением такая регуляция, как можно предположить, играет менее значительную роль в общей регуляции водообмена, чем у растений с высоким осмотическим давлением. Растения с низким осмотическим давлением в аридных экотопах используют для активной жизнедеятельности наиболее влажные периоды и концентрация воды в них может поддерживаться на достаточно высоком уровне. Так, средние величины оводненности листьев у *Allium polyrhizum*, *Artemisia marschalliana*, *Calamagrostis epigeios* составляли соответственно 4.510, 2.367 и 1.627 $\frac{\text{г}_{\text{воды}}}{\text{г}_{\text{сух. массы}}}$. Это высокие показатели для данных местообитаний. Другими словами, значение осмотической регуляции водообмена растений должно усиливаться по мере снижения концентрации воды в тканях растений.

С другой стороны, суккуленты с коронарным синдромом (такие, как *Anabasis brevifolia* и *Haloxylon ammodendron*) имеют, видимо, совершенно необычное сочетание высокой оводненности тканей и высокого осмотического давления. К такому сочетанию может привести не только тот или иной способ функциональной регуляции водного режима, но и определенное усложнение анатомической структуры ассимилирующих органов (Гамалей, 1988; Гамалей, Шийрэвдамба, 1988).

Динамика показателей вариации осмотического давления клеточного сока в листьях

Средневидовые коэффициенты вариации, при помощи которых мы оценивали подвижность осмотического давления клеточного сока в листьях растений, имеют лишь очень слабую тенденцию к увеличению против градиента влажности почвы (рис. 5, а), которая не подтверждается статистически (связь коэффициентов вариации с другими факторами среды также отсутствует). Поэтому можно сказать, что лабильность осмотического давления остается в среднем практически неизменной на всем протяжении градиента влажности почвы. Зона разброса коэффициентов вариации, которая ограничивается трендами минимальных и максимальных для каждого участка средневидовых коэффициентов, также практически не изменяет своей ширины при изменении запасов воды в почве (рис. 5, б). Таким образом, лабильность осмотического давления клеточного сока в листьях однодольных и двудольных растений в статистическом отношении практически не зависит от изменений условий увлажнения экотопов.

Межвидовые структурно-функциональные корреляции

Результаты, приведенные в этом разделе, являются в значительной степени гипотетическими, поскольку в нем сравниваются реальные данные по анатомической структуре листьев с расчетными значениями осмотического давления. Тем не менее наличие достаточно тесных, логически обоснованных межвидовых структурно-функциональных корреляций позволяет предположить, что существуют некоторые закономерности в изменениях осмотического давления клеточного сока и ряда структурных характеристик листьев. Отметим, что эти закономерности в большинстве случаев не выявляются на всем массиве данных, но только при ее разделении на группы однодольных и двудольных растений.

Осмотическое давление клеточного сока и парциальные объемы проводящих тканей. Выявлены достаточно тесные статистические связи между парциальными объемами проводящих тканей (без учета паренхимной обкладки пучков) и осмоти-

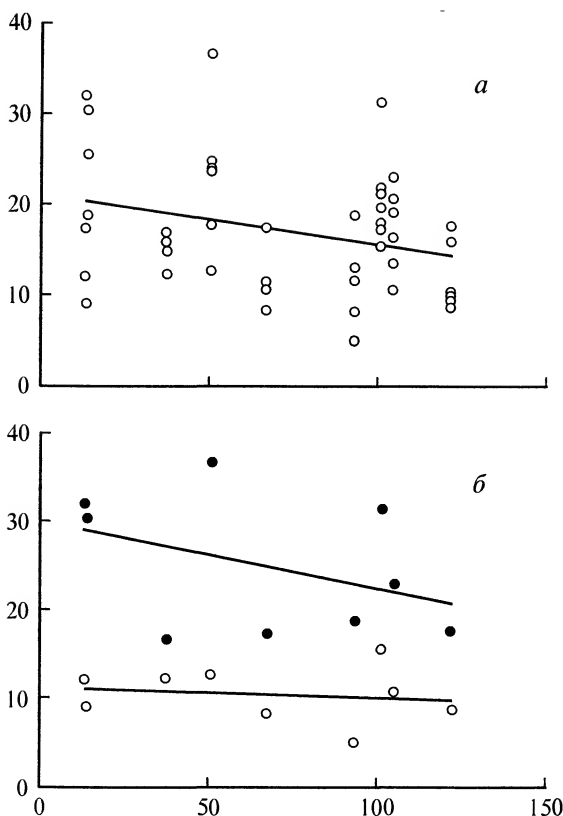


Рис. 5. Динамика коэффициентов вариации осмотического давления клеточного сока на градиенте влажности почвы: *а* — средневидовые коэффициенты вариации; *б* — тренды минимальных (нижняя линия) и максимальных (верхняя линия) для каждого участка средневидовых коэффициентов вариации.

По осям абсцисс — запас воды в почве, мм. По осям ординат — коэффициенты вариации, %.

ческим давлением клеточного сока у однодольных ($r^2 = 0.749$; рис. 6, *а*) и двудольных ($r^2 = 0.687$; рис. 6, *з*) растений. У видов с наиболее высоким парциальным объемом проводящей ткани (среди однодольных — это *Carex cespitosa*, *C. colchica*, *C. melanostachya*, *Stipa borysthena*, среди двудольных — *Artemisia austriaca*, *Trifolium arvense*, *Galium ruthenicum*) наблюдаются и более высокие величины осмотического давления. Для видов со слабо развитыми пучками (среди однодольных — это *Alisma plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium erectum*, среди двудольных — *Lycopus europaeus*, *Lythrum virgatum*, *Sanguisorba officinalis*, *Valeriana wolgensis*) характерно низкое осмотическое давление. Эти связи могут быть обусловлены наличием значительного количества осмотически активных веществ во флоэме и ксилеме проводящих пучков. Во флоэме, куда загружаются растворимые продукты ассимиляции, должно создаваться высокое осмотическое давление. В ксилеме, являющейся проводником воды и растворенных в ней минеральных веществ, также может поддерживаться достаточно высокое осмотическое давление, хотя, возможно, и не в такой степени, как во флоэме. В целом проводящие пучки представляются естественными осмотическими компартментами листа. Поэтому можно предположить, что описанные выше статистические связи (рис. 6, *а*, *з*) отражают реальные корреляции между величинами осмотического давления и парциальными объемами проводящих тканей.

Осмотическое давление клеточного сока и парциальные объемы губчатой паренхимы и паренхимной обкладки пучков. Для однодольных растений выявлена тесная статистическая связь ($r^2 = 0.658$; рис. 6, *б*) парциальных объемов губчатой

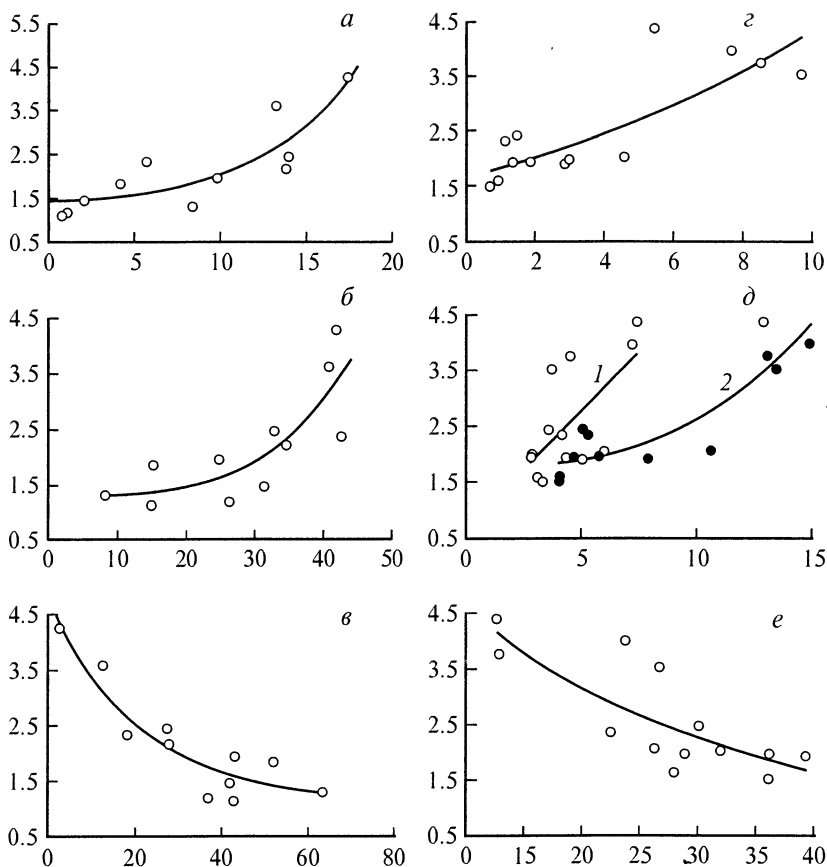


Рис. 6. Связь осмотического давления клеточного сока с парциальными объемами тканей мезофилла и свободных пространств в листьях однодольных (а, б, в) и двудольных (г, д, е) растений.

По осям абсцисс: парциальные объемы (%); а, г — проводящих тканей; б — губчатой паренхимы; в — воздушных полостей и межклетников; д (1) — паренхимной обкладки пучков; д (2) — проводящих тканей и паренхимной обкладки пучков; е — межклетников. По осям ординат — осмотическое давление, МПа.

паренхимы с осмотическим давлением клеточного сока. У видов однодольных с наиболее развитой губчатой паренхимой могут наблюдаться и наиболее высокие величины осмотического давления.

В отличие от однодольных для двудольных растений характерна статистическая связь ($r^2 = 0.438$; рис. 6, д—1) между парциальными объемами паренхимных обкладок пучков и этим показателем водного режима. С учетом обсуждавшейся выше связи между осмотическим давлением и парциальным объемом проводящей ткани (рис. 6, г) можно сказать, что весь пучок (включая флоэму, ксилему и паренхимную обкладку) двудольных растений является зоной высокого осмотического давления ($r^2 = 0.808$; рис. 6, д—2). Кроме того, для этой группы видов не обнаружено статистических связей осмотического давления с другими тканями мезофилла (в частности, с хлоренхимой). Поэтому можно предположить, что у двудольных растений растворимые (т. е. осмотически активные) вещества локализируются преимущественно в проводящих пучках и их обкладках. Это может свидетельствовать о том, что количество образовавшихся в хлоренхиме ассимилятов примерно равно количеству ассимилятов, загружаемому во флоэму пучков.

Осмотическое давление клеточного сока и плотность сложения мезофилла. Как для однодольных, так и для двудольных растений выявлены статистические связи осмотического давления клеточного сока с плотностью сложения мезофилла. Мерой плотности сложения мезофилла у однодольных служит сумма парциальных объемов

межклетников и воздушных полостей, у двудольных — парциальные объемы межклетников. Чем больше свободных пространств в листьях растений, тем менее плотно сложен мезофилл, и наоборот. Плотность мезофилла отражает условия почвенного водоснабжения и соответственно расположение вида на градиенте влажности почвы. Видимо поэтому в листьях однодольных ($r^2 = 0.867$; рис. 6, в) и двудольных ($r^2 = 0.628$; рис. 6, е) растений с наиболее плотным сложением мезофилла наблюдаются максимальные величины осмотического давления клеточного сока, а в листьях растений с рыхлым мезофиллом — минимальные.

Термодинамический аспект водного режима растений

Осмотическое давление является важнейшим компонентом водного потенциала растения:

$$\Psi = P - \pi - \tau,$$

где Ψ — водный потенциал, P — гидростатическое (тургорное) давление, π — осмотическое давление, τ — матричное давление. Видно, что повышение осмотического давления способствует понижению водного потенциала.

Осмотическое давление можно выразить через активность воды:

$$\pi = - \frac{RT}{\bar{V}_w} \ln a_w,$$

где R — универсальная газовая постоянная, T — температура по шкале Кельвина, $\bar{V}_w$ — парциальный молярный объем воды, a_w — активность воды.

Активность воды отражает концентрацию воды в растворе. Присутствие растворенных веществ в водном растворе уменьшает активность воды. Концентрация воды становится меньше в результате замещения молекул воды молекулами растворенного вещества. Таким образом, активность воды и осмотическое давление изменяются в противоположных направлениях. Активность чистой воды равна единице, хотя в общем случае a_w равна $\gamma_w N_w$, где γ_w — коэффициент активности воды, N_w — ее молярная доля (Нобел, 1973).

Поскольку молярная доля воды в растворе влияет на упругость водяного пара над раствором, осмотическое давление можно выразить через соотношение

$$\pi = - \frac{RT}{\bar{V}_w} \ln \frac{p}{p_0},$$

где p — парциальное давление водяного пара над раствором, p_0 — давление пара чистой воды (Слейчер, 1970; Нобел, 1973; Зялалов, 1984, и др.).

В данном контексте нас интересует определение активности воды. Это достаточно просто сделать, используя формулу (1). Однако в связи с тем, что существует мнение о непостоянстве парциального молярного объема воды (см. аргументацию и обзор этого вопроса в работе А. А. Зялалова, 1984),⁴ для определения активности воды было использовано соотношение

$$a_w = \frac{p}{p_0}.$$

⁴ В своей монографии Р. Нобел (1991) тем не менее пишет, что на величину парциального молярного объема воды хотя и могут влиять различные растворенные вещества, для разбавленных растворов она близка к $18.0 \times 10^{-6} \text{ м}^3 \text{ моль}^{-1}$ ($18.0 \text{ см}^3 \cdot \text{моль}^{-1}$). Эту величину он и использовал для расчетов в своей книге. Отметим также, что если пересчитать данные столбца a_w в табл. 2 согласно формуле (1) $\pi \bar{V}_w = -RT \ln a_w$ и затем полученные величины поделить на значения осмотического давления из этой таблицы, то во всех строках обнаружится искомая величина (после приведения к соответствующей размерности) $18.2\text{—}18.4 \text{ см}^3 \cdot \text{моль}^{-1}$.

Здесь p_0 можно найти из таблиц (см., например, Гороновский и др., 1974, с. 775). Однако значительно проще сделать это, используя уравнение (в интервале температур от 0 до 50 °C):

$$y = \left(\frac{a + cx + ex^2}{1 + bx + dx^2} \right)^2,$$

где y — давление пара над чистой водой (p_0), Па, x — температура, °C; a (24.716632), b (−0.007965), c (0.701536), d (0.000031), e (0.006253) — коэффициенты.

Парциальное давление водяного пара над раствором можно найти, используя уравнение (248) из работы Н. Эдлефсена и А. Андерсона (1966):

$$p = p_0 - \frac{1.002 (P - 2 \cdot 10^{-5} P^2)}{\frac{4.548 T}{p_0} + \left[1 - 26.3 \left(\frac{373}{T} \right)^{\frac{10}{3}} \right]},$$

где p — парциальное давление водяного пара над раствором, атм (для перевода в Па полученное значение нужно умножить на 101 325), P — осмотическое давление, атм, T — температура по шкале Кельвина.

Теперь у нас есть все данные для определения активности воды (см. табл. 2). Однако значительный интерес может представлять также определение коэффициента активности воды. Коэффициент активности может рассматривать как поправочный фактор, оценивающий отклонения от идеального поведения, поскольку термодинамическая активность вещества меньше его концентрации (Нобел, 1973). Активность воды с помощью коэффициента активности соотносится с ее концентрацией (c_w): $a_w = \gamma_w c_w$ (Нобел, 1973). А. А. Зялалов (1984) предложил за единичную концентрацию воды в растительных объектах принять их оводненность при полном насыщении и последующие значения оводненности соотносить с исходной. Тогда, по мнению этого автора, концентрация будет равна

$$c_w = \frac{\text{Доля воды при созданной (текущей) активности}}{\text{Доля воды при полном насыщении}}.$$

Это определение представляет собой не что иное, как определение относительного содержания воды. Таким образом, концентрацию воды мы можем выразить через известный показатель (относительное содержание воды, выраженное не в процентах, а в виде безразмерной величины) и определить коэффициент активности: $\gamma_w = a_w / c_w$ (результаты вычислений см. в табл. 2).

Рассмотрим взаимосвязь этих показателей — активности, концентрации и коэффициента активности воды (рис. 7). Концентрация и активность воды связаны просто линейной зависимостью: согласно определению, увеличение концентрации воды сопровождается увеличением ее активности (рис. 7, а). *Anabasis brevifolia* не подчиняется этой зависимости — при достаточно высокой концентрации воды в побегах этого растения ее активность очень низка (рис. 7, а). Можно предположить, что суккуленты с коронарным синдромом образуют другую последовательность с более низким уровнем активности воды, что является, судя по всему, их специфической чертой.

Концентрация и коэффициент активности воды связаны по определению функциональной обратно пропорциональной зависимостью (рис. 7, б).

Взаимосвязь коэффициента активности и активности воды (рис. 7, в) достаточно удовлетворительно описывается полиномом третьей степени. Видно, что при величи-

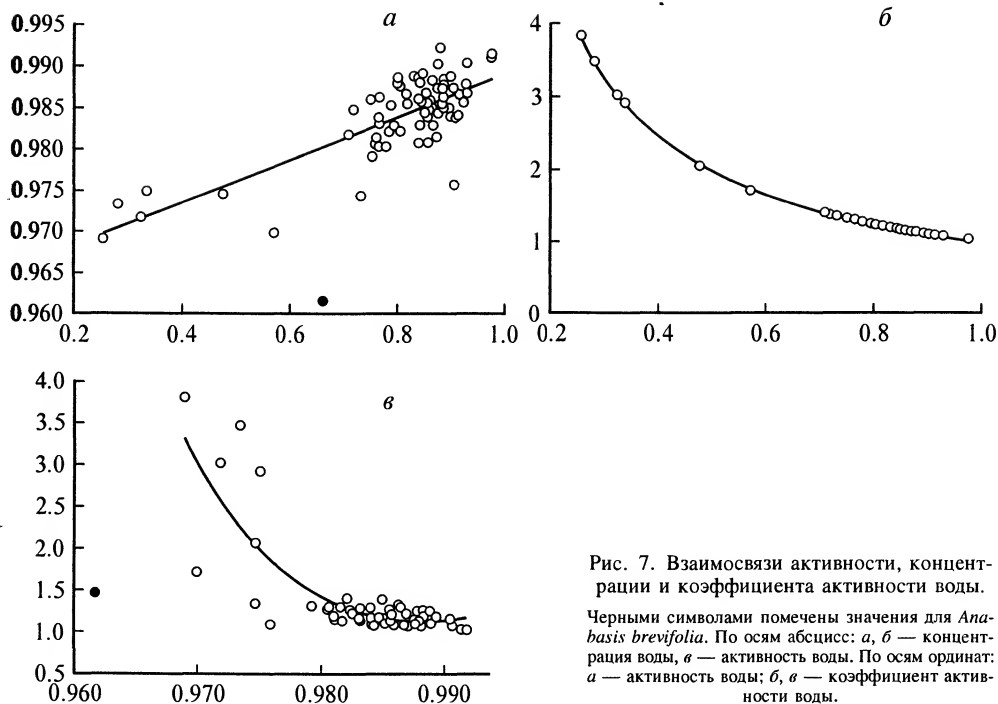


Рис. 7. Взаимосвязи активности, концентрации и коэффициента активности воды. Черными символами помечены значения для *Anabasis brevifolia*. По осям абсцисс: а, б — концентрация воды, в — активность воды. По осям ординат: а — активность воды; б, в — коэффициент активности воды.

нах активности воды больше 0.98 коэффициент активности мало отличается от единицы. Если активность воды снижается ниже указанного порога, то происходит быстрое увеличение коэффициента активности воды. Такое увеличение коэффициента активности является результатом более медленного падения активности по сравнению с концентрацией и свидетельствует о том, что по мере обезвоживания ослабевают взаимодействия, понижающие химический потенциал воды (Зялалов, 1984). Возможно поэтому в условиях сильной почвенной засухи растениям энергетически выгодно быстрое формирование (в определенных пределах, не выходящих за рамки продолжения жизнедеятельности) дефицита водного насыщения, опережающее уменьшение активности воды. С другой стороны, резкое увеличение коэффициента активности воды может служить индикатором крайне неблагоприятных условий произрастания. Однако такой вид, как *Anabasis brevifolia*, и в этом случае не вписывается в указанную зависимость (рис. 7, в).

Изменения активности, концентрации и коэффициента активности воды на градиенте влажности почвы (рис. 8) характеризуются тем, что на большей части градиента эти величины (с той или иной шириной зоны разброса значений) практически параллельны оси абсцисс, т. е. не зависят от условий почвенного водоснабжения. Только в самых засушливых условиях активность воды (рис. 8, а) и ее концентрация (рис. 8, б) резко снижаются, а коэффициент активности воды (рис. 8, в) так же резко увеличивается.

При исследовании связей коэффициента активности воды с интенсивностью транспирации (рис. 9, а) и содержанием воды в листьях (рис. 9, б)⁵ выявляются сходные тенденции. На большей части диапазона изменений этих признаков водного режима коэффициент активности воды остается практически неизменным. Граничными значениями для интенсивности транспирации, ниже которых коэффициент активности воды резко увеличивается, являются величины $0.5—0.7 \text{ г}_{\text{воды}} \cdot \text{г}_{\text{сух. массы}}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ (рис. 9, а). Для содержания воды эти границы находятся в

⁵ Подчеркнем, что здесь имеется в виду исследование не зависимостей, а статистических связей.

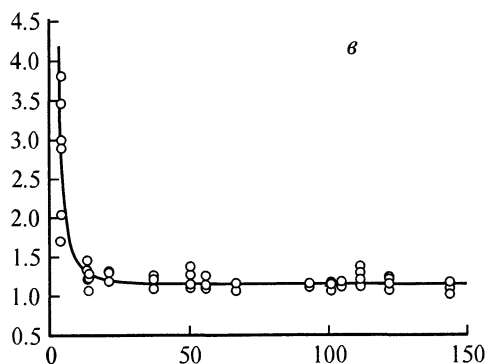
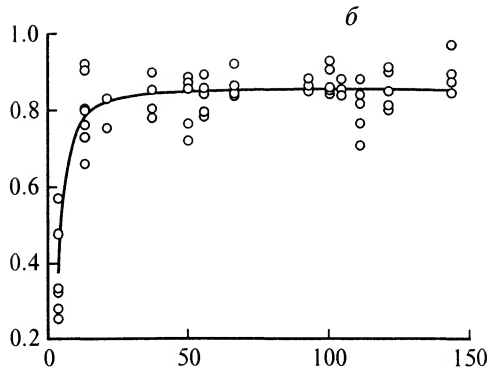
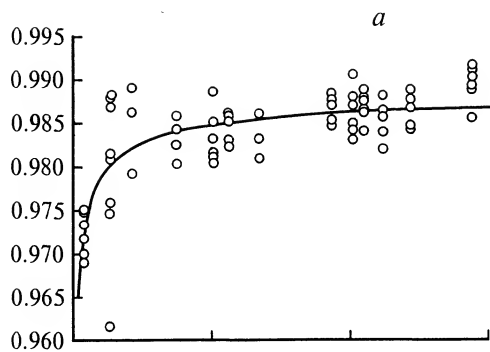


Рис. 8. Динамика активности, концентрации и коэффициента активности воды на градиенте влажности почвы.

По осям абсцисс — запас воды в почве, мм. По осям ординат: *а* — активность воды, *б* — концентрация воды, *в* — коэффициент активности воды.

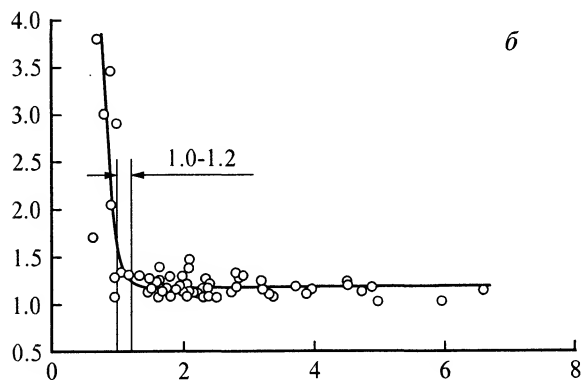
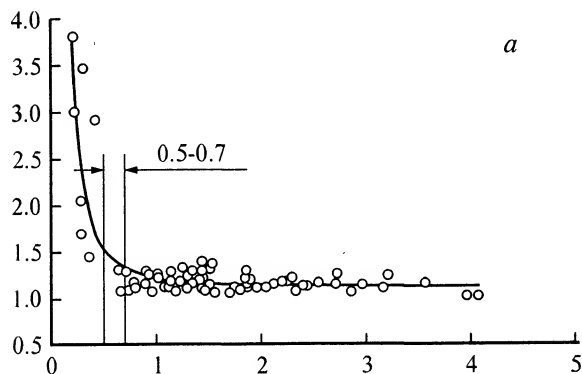


Рис. 9. Связь коэффициентов активности воды с интенсивностью транспирации (*а*) и содержанием воды в листьях растений (*б*).

По осям абсцисс: *а* — интенсивность транспирации, $\Gamma_{\text{воды}} \cdot \Gamma_{\text{сух. массы}}^{-1}$; *б* — содержание воды, $\Gamma_{\text{воды}} \cdot \Gamma_{\text{сух. массы}}^{-1}$. По осям ординат — коэффициент активности воды.

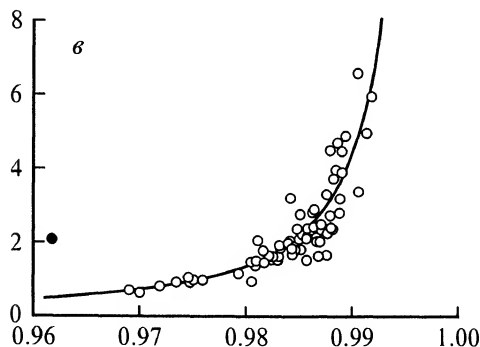
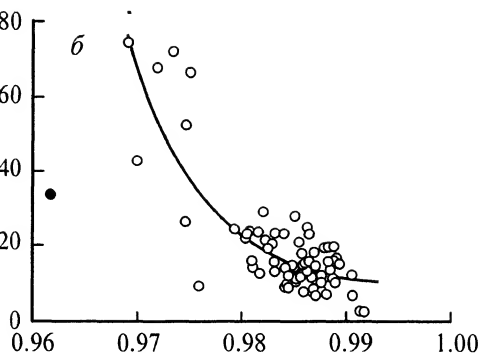
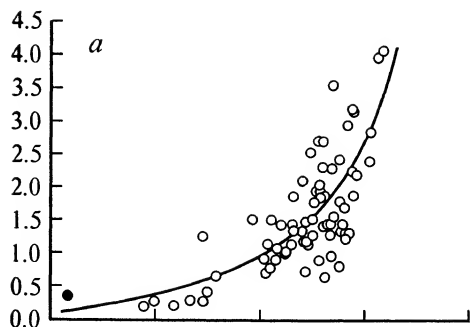


Рис. 10. Связь активности воды с интенсивностью транспирации (а), дефицитом водного насыщения (б), содержанием воды в листьях растений (в).

Черными символами помечены значения для *Anabasis brevifolia*. По осям абсцисс — активность воды. По осям ординат: а — интенсивность транспирации, $\Gamma_{\text{воды}} \cdot \Gamma_{\text{сух. массы}}^{-1}$; б — дефицит водного насыщения, %; в — содержание воды, $\Gamma_{\text{воды}} \cdot \Gamma_{\text{сух. массы}}^{-1}$.

диапазоне $1.0—1.2 \Gamma_{\text{воды}} \cdot \Gamma_{\text{сух. массы}}^{-1}$ (рис. 9, б). Указанные граничные значения могут идентифицировать некоторую зону значений признаков, по достижении которой заканчивается нормальное функционирование и растение попадает в неблагоприятные («стрессовые») условия произрастания. При этом, судя по всему, усиливаются регуляторные процессы по типу отрицательных обратных связей, поскольку показатели функционирования стабилизируются на минимальных уровнях своей реализации и мало связаны с величинами коэффициентов активности воды.

С другой стороны, реализация процессов функционирования достаточно сильно зависит от активности воды в растениях (рис. 10). Если активность воды выше величины 0.985, то развитие всех процессов свидетельствует о благоприятных условиях почвенного водоснабжения и активном функционировании. При этом наблюдаются интенсивная транспирация, превосходящая $1.5 \Gamma_{\text{воды}} \cdot \Gamma_{\text{сух. массы}}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ (рис. 10, а), достаточно низкие значения дефицита водного насыщения, не превышающие 20—25 % (рис. 10, б), высокое содержание воды, более $1.9—2.0 \Gamma_{\text{воды}} \cdot \Gamma_{\text{сух. массы}}^{-1}$ (рис. 10, в). Если активность воды становится меньше величины 0.980, то происходит резкое увеличение дефицита водного насыщения (в экстремальных случаях приближающееся к 80 %) (рис. 10, б). Интенсивность транспирации и содержание воды в листьях при этом снижаются до минимально возможных уровней и стабилизируются на них (рис. 10, а, б). Диапазон активности воды 0.980—0.985 является, судя по всему, зоной переходных процессов, в которой функционирование находится на нижней границе нормальной жизнедеятельности без развития водного стресса. При выходе из этой зоны в сторону увеличения активности воды происходит активизация процессов жизнедеятельности. В противоположном направлении начинает развиваться водный стресс и противоборствующие ему стабилизирующие явления.

Развитие таких явлений связано, по-видимому, с резким увеличением коэффициента активности воды и усилением регуляторных процессов, стабилизирующих функционирование с помощью отрицательных обратных связей. В пользу этого может свидетельствовать связь между коэффициентом активности воды и индексом сложности организации водного режима (см.: Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990)

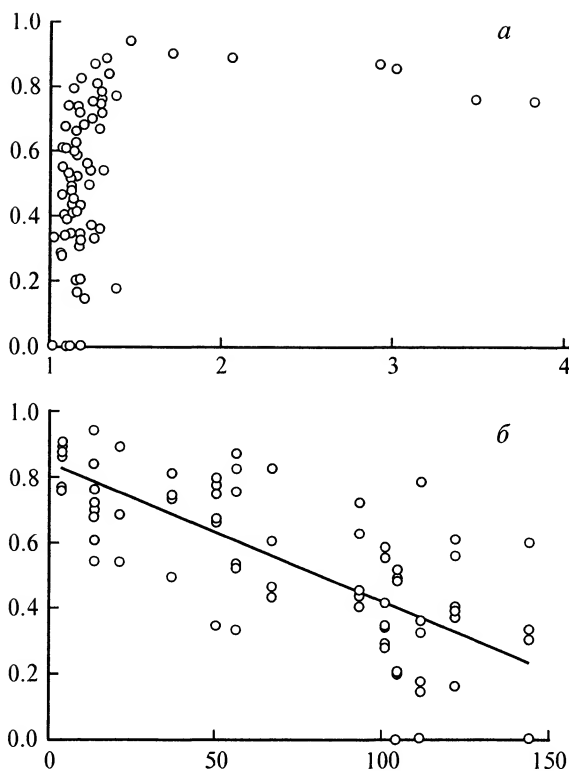


Рис. 11. Связь индексов сложности организации водного режима с коэффициентами активности воды (а) и зависимость индексов сложности от влажности почвы (б).

По осям абсцисс: а — коэффициент активности воды, б — запас воды в почве, мм. По осям ординат: индекс сложности организации водного режима.

(рис. 11, а). Если коэффициент активности воды ниже величины 1.4, то можно наблюдать любые показатели сложности организации водного режима, что может быть обусловлено конкретной экологической обстановкой. Последнее, возможно, определяется достаточно тесной зависимостью сложности организации водного режима растений от влажности почвы ($r^2 = 0.542$; рис. 11, б). При более высоких значениях коэффициента активности индекс сложности всегда выше 0.75. Критические условия почвенного водоснабжения вызывают резкое увеличение коэффициента активности воды, а совместное действие этих двух факторов поддерживает сложность организации водного режима на очень высоком уровне, что позволяет растениям стабилизировать процессы водообмена на минимально возможном уровне.

Обсуждение

Анализ динамики средневидовых значений осмотического давления клеточного сока на градиенте влажности почвы показывает, что эти значения очень медленно увеличиваются по мере аридизации условий произрастания, резко возрастают только в самой сухой части градиента (рис. 3).

При исследовании других элементов водного режима была показана сходная закономерность. Интенсивность транспирации, процесс, в высокой степени зависящий от запасов воды в почве, значительно изменяется на градиенте только у двудольных растений (рис. 12, а). Виды однодольных испаряют воду (если не принимать во внимание гигрофиты и гидрофиты) почти с одной и той же скоростью на всем протяжении градиента.

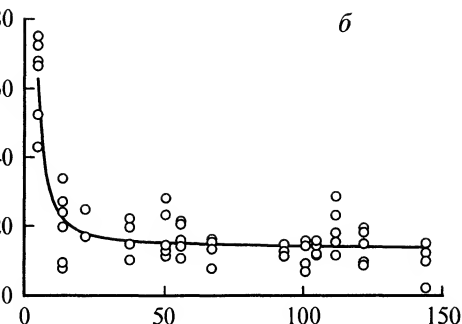
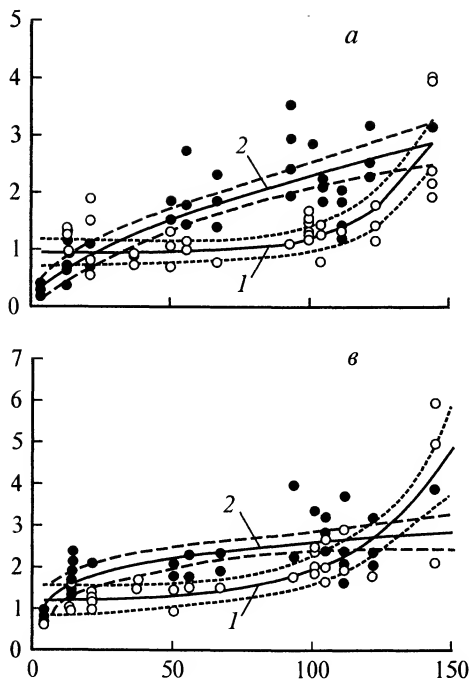


Рис. 12. Тренды средневидовых (а) значений интенсивности транспирации однодольных (а — 1) и двудольных (а — 2) растений, (б) дефицита водного насыщения, (в) содержания воды у однодольных (в — 1) и двудольных (в — 2) склерофитов.

Пунктирными линиями показаны доверительные интервалы. По осям абсцисс — запас воды в почве, мм. По осям ординат: а — интенсивность транспирации, $\Gamma_{\text{воды}} \cdot \Gamma_{\text{сух. массы}}^{-1}$, б — дефицит водного насыщения, %, в — содержание воды в листьях, $\Gamma_{\text{воды}} \cdot \Gamma_{\text{сух. массы}}^{-1}$.

Наиболее ярко указанная закономерность проявляется в динамике средневидовых величин дефицита водного насыщения (рис. 12, б), которые остаются практически на одном уровне на протяжении всего градиента, за исключением самых засушливых местообитаний.

Тренды средневидовых величин содержания воды в листьях видов однодольных растений (за вычетом гигрофитов и гидрофитов) находятся примерно на одном и том же уровне во всех экотопах. Это же касается и двудольных, но у них заметно достаточно резкое снижение оводненности листьев в самой сухой части градиента (рис. 12, в).

Значительная стабильность функционирования в очень широких пределах изменений условий почвенного водоснабжения проявляется при анализе активности, концентрации и особенно коэффициентов активности воды (рис. 8). Коэффициенты активности воды очень близки к единице на протяжении почти всего градиента влажности почвы и резко увеличиваются только в самых критичных для жизнедеятельности растений условиях произрастания (рис. 8, в).

Даже такие структурные характеристики, как удельная масса сухого вещества (отношение сухой массы листьев к их площади) и удельная масса воды (отношение массы воды в листьях к их площади), в листьях заметно изменяются только в сухой части градиента. Удельная масса свежих листьев (отношение сырой массы листьев к их площади) совершенно не зависит от изменений запасов воды в почве (рис. 13).

Эти факты заставляют нас предположить, что почти на всем протяжении градиента влажности почвы нет местообитаний, которые принято называть «стрессовыми». Экологические условия этих местообитаний, как правило, соответствуют физиологическим нормам реакций растений-доминантов и эдификаторов сообществ. Виды в каждом местообитании полностью соответствуют экологической и фитоценотической обстановке. Изменения интенсивности или степени проявления процессов функционирования, системности (сложности организации, формирования и развития регуляторных явлений, взаимосвязи функций) в направлении аридизации условий произрастания отражают скорее тенденции эволюционных изменений растений по мере освоения ими новых экологических ниш. Другими словами, при перемещении против градиента влажности почвы мы видим не усиление водного стресса, а отражение

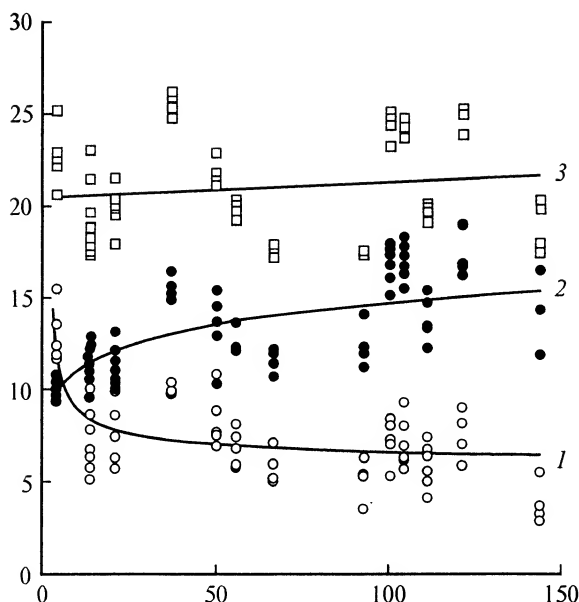


Рис. 13. Зависимость удельной массы сухого вещества (SLD) (1), воды (SLW) (2), свежих навесок (SLF) (3) листьев однодольных и двудольных склерофитов от влажности почвы.

По оси абсцисс — запас воды в почве, мм. По оси ординат — удельная масса, $\text{мг} \cdot \text{см}^{-2}$.

эволюционного усложнения структурно-функциональной организации растений, направленного на расширение экспансии видов во все более аридные экотопы.

Внутриэкотопическая изменчивость признаков, напротив, может отражать степень давления условий произрастания на функционирование растений. Значительное отклонение этих условий от оптимальных может быть причиной изменчивости признаков водообмена в очень широких границах. Эти границы могут быть шире, чем диапазон соответствующих средневидовых величин на протяжении большей части градиента влажности почвы. Для примера приведем данные по ковыльно-разнотравно-вострещовому сообществу (участок 6 в табл. 1, 2). Среднедневные значения интенсивности транспирации у однодольных и двудольных склерофитов могут изменяться от 0.3 до $3.0 \text{ г}_{\text{воды}} \cdot \text{г}_{\text{сух. массы}}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, дефицита водного насыщения — от 5 до 55% , содержания воды — от 0.7 до $2.7 \text{ г}_{\text{воды}} \cdot \text{г}_{\text{сух. массы}}^{-1}$, осмотического давления клеточного сока — от 1.2 до 4.3 МПа . Если определить водный стресс как функционирование с очень низкими показателями интенсивности транспирации и оводненности листьев и очень высокими — дефицитом водного насыщения и осмотическим давлением при экстремальных условиях почвенного водоснабжения (как недостаточного, так и избыточного), то можно сказать, что время от времени в течение вегетации растения могут испытывать значительное давление этих экстремальных условий, вызывающее состояние водного стресса.

Таким образом, в пределах одного экотопа можно наблюдать такие обратимые состояния функционирования, которые свидетельствуют о водном стрессе у растений. В противоположность этому необратимые изменения функционирования на градиенте влажности почвы отражают эволюционные изменения видов, направленные на освоение ими новых экологических ниш.

Выводы

Статистический анализ осмотического давления клеточного сока в листьях травянистых растений на градиенте влажности почвы показал следующее.

— 1. Весь массив исходных данных осмотического давления имеет среднее значение $x = 2.08$ МПа. Типичные значения этого показателя на градиенте влажности почвы не превышают 3.26 МПа.

2. Статистические параметры осмотического давления у видов однодольных и двудольных склерофитов практически не различаются. Соответствующие средние значения этого признака равны 2.11 и 2.03 МПа. Типичные значения осмотического давления для однодольных склерофитов находятся в пределах 1.38—3.06 МПа, для двудольных — между 1.24—3.25 МПа.

3. Показана тесная связь осмотического давления клеточного сока с оводненностью листьев. Предложена модель для расчета недостающих значений осмотического давления по известным величинам содержания воды и дефицита водного насыщения.

4. Средние для каждого экотопа уровни осмотического давления тесно связаны с влажностью почвы.

5. Ширина зоны разброса средневидовых величин незначительно увеличивается от гумидной к аридной части градиента. Это иллюстрируется сравнением трендов минимальных и максимальных для каждого сообщества средневидовых значений осмотического давления.

6. Изучение структурно-функциональных корреляций показало, что осмотическое давление связано у однодольных растений с проводящей тканью и губчатой паренхимой, у двудольных — с проводящей тканью и паренхимной обкладкой пучков.

7. Определены величины активности и коэффициента активности воды у изученных растений. Показана динамика этих показателей на градиенте влажности почвы. Сделано предположение, что диапазон активности воды 0.980—0.985 является, судя по всему, зоной переходных процессов, в которой функционирование находится на нижней границе нормальной жизнедеятельности без развития водного стресса. При выходе из этой зоны в сторону увеличения активности воды происходит активизация процессов жизнедеятельности. В противоположном направлении начинает развиваться водный стресс и противоборствующие ему стабилизирующие явления. Это связано, по-видимому, с резким увеличением коэффициента активности воды и усилением регуляторных процессов, стабилизирующих функционирование с помощью отрицательных обратных связей.

8. Сделано предположение, что почти на всем протяжении градиента влажности почвы нет местообитаний, которые принято называть «стрессовыми». Экологические условия этих местообитаний, как правило, соответствуют физиологическим нормам реакций растений-доминантов и эдификаторов сообществ. Виды в каждом местообитании полностью соответствуют экологической и фитоценотической обстановке. Внутрикотопическая изменчивость признаков, напротив, может отражать степень давления условий произрастания на функционирование растений. Таким образом, в пределах одного экотопа можно наблюдать такие обратимые состояния функционирования, которые свидетельствуют о водном стрессе у растений. В противоположность этому необратимые изменения функционирования на градиенте влажности почвы отражают эволюционные изменения видов, направленные на освоение ими новых экологических ниш.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность Ю. В. Гамалею, Н. Н. Слемневу и Н. С. Мамушиной за консультации, обсуждение и критические замечания, Е. С. Нескрябиной за определение видов растений, К. Е. Чеботаревой и Н. И. Филатовой за приготвление и обработку анатомических препаратов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 95-04-11195 и 98-04-49814).

- Банникова И. А., Измайлова Н. Н., Максимович С. В. Водный режим и продуктивность разнотравно-злаковой карагановой степи в Восточном Хангае (МНР) // Экология. 1982. № 3. С. 6—12.
- Бобровская Н. И. Краткая характеристика водного режима некоторых растений Центрально-Казахстанского мелкосопочника // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 10. С. 1400—1407.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. 1. Тропические и субтропические зоны. М., 1969. 551 с.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. 2. Леса умеренной зоны. М., 1974. 423 с.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. 3. Тундры, луга, степи, внетропические пустыни. М., 1975. 428 с.
- Гамалей Ю. В. Признаки ксероморфизма // Пустыни Заалтайской Гоби. Характеристика растений-доминантов. Л., 1988. С. 67—84.
- Гамалей Ю. В., Шийрэвдамба Ц. Структурные типы пустынных растений // Пустыни Заалтайской Гоби. Характеристика растений-доминантов. Л., 1988. С. 45—66.
- Гильманов Т. Г. Математическое моделирование биогеохимических циклов в травяных экосистемах. М., 1978. 168 с.
- Гороновский И. Т., Назаренко Ю. П., Некряч Е. Ф. Краткий справочник по химии. Киев, 1974. 992 с.
- Горшкова А. А. Экология водного режима степных растений Забайкалья // Экология флоры Забайкалья. Иркутск, 1971. С. 5—113.
- Зялаев А. А. Физиолого-термодинамический аспект транспорта воды по растению. М., 1984. 136 с.
- Измайлова Н. Н. О водном режиме *Artemisia frigida* Willd. // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 207—214.
- Измайлова Н. Н. Водный режим растений горной лесостепи Восточного Хангая // География и динамика растительного и животного мира МНР. М., 1978. С. 115—119.
- Мелещенко С. Н. О распространенных физических ошибках при описании водных потоков в системе почва—растение—атмосфера // Физиология растений. 2001. Т. 48. № 2. С. 298—305.
- Нобел П. Физиология растительной клетки (физико-химический подход). М., 1973. 288 с.
- Свешникова В. М. Осмотическое давление у высокогорных растений // Тр. АН ТаджССР. 1956а. Т. 45. 54 с.
- Свешникова В. М. О водном режиме почв и растений высокогорных лугов // Тр. Бот. ин-та АН ТаджССР. 1956б. Т. 18. С. 234—275.
- Свешникова В. М. Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира // Тр. Бот. ин-та АН ТаджССР. 1962. Т. 19. 247 с.
- Свешникова В. М. Доминанты казахстанских степей (эколого-физиологическая характеристика). Л., 1979. 192 с.
- Свешникова В. М., Бобровская Н. И. Водный режим // Биоконплексная характеристика основных ценозообразователей Центрального Казахстана. Л., 1969. Ч. 2. С. 126—127.
- Слейчер Р. Водный режим растений. М., 1970. 366 с.
- Шереметьев С. Н. Экология водного режима пустынных, степных и луговых растений Монголии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1991. 33 с.
- Шереметьев С. Н., Жаргалсайхан Л. Экология водного режима степных растений Монголии. Л., 1990. 110 с.
- Эдлефсен Н. Е., Андерсон А. Б. С. Термодинамика почвенной влаги // Термодинамика почвенной влаги. Л., 1966. С. 5—273.
- Boyer J. S. Water transport // Annu. Rev. Plant Physiol. 1985. Vol. 36. P. 473—516.
- Johnson J. M., Pritchard J., Gorham J., Tomos A. D. Growth, water relations and solute accumulation in osmotically stressed seedlings of the tropical tree *Colophospermum mopane* // Tree physiology. 1996. Vol. 16. N 8. P. 713—718.
- Linton M. J., Nobel P. S. Loss of water transport capacity due to xylem cavitation in roots of two CAM succulents // Am. J. Bot. 1999. Vol. 86. N 11. P. 1538—1543.
- Medina E., Francisco M. Photosynthesis and water relations of savanna tree species differing in leaf phenology // Tree physiology. 1994. Vol. 14. N 12. P. 1367—1381.
- Nobel P. S. Biophysical plant physiology and ecology. San Francisco, 1983. 608 p.
- Nobel P. S. Physicochemical and environmental plant physiology. San Diego, 1991. 635 p.
- Sitaramam V., Madhavarao C. N. The energetic basis of osmotolerance in plants: physical principles // J. Theor. Biol. 1997. Vol. 189. N 4. P. 333—352.
- Steudle E. Water flow in plants and its coupling to other processes: an overview // Methods in enzymology. 1989. Vol. 174. P. 183—225.
- Zots G., Winter K. Photosynthesis of a tropical canopy tree, *Ceiba pentandra*, in a lowland forest in Panama // Tree Physiology. 1994. Vol. 14. N 11. P. 1291—1301.

SUMMARY

The analysis of the cell sap osmotic pressure (OP) in leaves of 40 herbaceous plant species from 9 communities growing on a wide soil moisture gradient is carried out. The whole array of initial data for OP has average value $\bar{x} = 2.8$ MPa. Typical values of this parameter on a soil moisture

gradient do not exceed 3.26 MPa. Statistical parameters of OP for sclerophytic monocotyledonous and dicotyledonous species practically do not differ. The respective average values are 2.11 and 2.03 MPa. Typical values of OP for sclerophytic monocotyledons are within the limits of 1.38—3.06 MPa, for dicotyledons between 1.24—3.25 MPa. A close relation between OP and water contents in leaves is shown. A model for calculation of missing values of OP from known values of the water contents and water saturation deficit is offered. Average levels of OP for each ecotope are closely related to soil humidity. Width of a scatter zone of species-average values slightly increases from the humid to the arid part of the gradient. It is illustrated by comparison of trends of minimal and maximal for each community species-average values of OP. The study of structural and functional correlations has shown that OP is related to the conducting tissue and the spongy parenchyma in monocotyledons and to the conducting tissue and the bundle sheath in dicotyledons. Values and coefficients of the water activity in the investigated plants are determined. Dynamics of these parameters on a soil moisture gradient is shown. The range of water activity 0.980—0.985 is apparently a zone of transient processes, where the functioning is on the lower limit of normal ability to live without water stress. When going from this zone towards an increase of water activity, there is activation of life processes. In the opposite direction, the water stress and antagonistic stabilizing phenomena begin to develop. It is apparently related to a sharp increase of the water activity coefficient and amplification of regulatory processes which stabilize functioning by means of negative feedback. The assumption is made, that through almost all the soil moisture gradient there are no ecotopes which are generally known as «stressful». Ecological conditions of these ecotopes as a rule correspond to physiological norms of reactions of plants-dominants and edificators of communities. Species in every ecotope completely correspond to its ecological and phytocoenotic conditions. Within every ecotope, variability of characters may, on the contrary, reflect a degree of ecotope condition pressure onto functioning of plants. Thus, within one ecotope such convertible conditions of functioning are possible to observe, which testify to water stress in the plants. In contrast to this, irreversible changes of functioning on a soil moisture gradient reflect evolutionary changes of species aimed at extending into new ecological niches.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26:581.4

© Т. Ю. Орлова,¹ О. Г. Шевченко,¹ Р. М. Гогорев²РОД *CHAETOCEROS* (BACILLARIOPHYTA) В ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЯХ РОССИИT. Yu. ORLOVA, O. G. SHEVCHENKO, R. M. GOGOREV. THE GENUS *CHAETOCEROS* (BACILLARIOPHYTA) IN THE FAR EASTERN SEAS OF RUSSIA¹ Институт биологии моря ДВО РАН

690041 Владивосток, ул. Пальчевского, 17

² Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 07.05.2002

Приведен аннотированный список 67 видов и 16 внутривидовых таксонов рода *Chaetoceros* из дальневосточных морей России. Впервые приводится новый для морей России *C. compressus* var. *hitrisetus*, обнаруженный в Японском море. Для Японского моря указано 64 вида и 14 внутривидовых таксонов, Охотского моря — 49 и 6, Берингова моря — 41 и 3 соответственно.

Ключевые слова: род *Chaetoceros*, видовой состав, Берингово море, Охотское море, Японское море.

Род *Chaetoceros* Ehr., описанный С. G. Ehrenberg (1844) из антарктических вод, объединяет более 175 видов и внутривидовых таксонов (VanLandingham, 1968) и известен как один из крупнейших родов среди морских планктонных диатомовых. В дальневосточных морях России виды *Chaetoceros* преобладают в фитопланктоне и в отдельные сезоны превосходят по численности и биомассе другие группы микроводорослей (Киселев, 1934а, б; Смирнова, 1959; Кузьмина, 1962; Орлова, 1990, и др.). Исследования фитопланктона дальневосточных морей России и рода *Chaetoceros*, как одного из основных его компонентов, были начаты в 1930-х годах. Сведения о видовом составе *Chaetoceros* содержатся в работах В. W. Skvortzow (1931, 1932), Н. Aikawa (1932), И. А. Киселева (1934а, б, 1937, 1953, 1959а, б), Г. И. Гайл (1936, 1950), А. П. Кусморской (1950), Н. Takano (1959), Г. И. Семиной, А. П. Жузе (1959), Л. И. Смирновой (1959), А. И. Кузьминой (1962), М. М. Гайл (1963), А. Д. Рупа (1971, 1985), Г. И. Семиной (1981). Подробные данные о видовом составе *Chaetoceros* Японского моря приведены в работах, выполненных преимущественно у берегов Приморья (Коновалова, 1974, 1979, 1984; Орлова, 1984, 1990; Паутова, 1984; Селина, 1988). В этих работах также прослежена сезонная динамика численности и биомассы, приведены экологические и географические характеристики видов *Chaetoceros*. Благодаря применению электронной микроскопии были существенно дополнены сведения о морфологии и распространении массовых видов *Chaetoceros* из прибрежных вод Японского моря (Орлова, 1987, 1988, 1990; Orlova, Selina, 1993). Специальные таксономические исследования дальневосточных видов *Chaetoceros* ранее не проводились.

Цель настоящей работы — на основе многолетних исследований и обобщения литературных сведений провести инвентаризацию флористического состава рода *Chaetoceros* в дальневосточных морях России. Полученные данные представлены в виде аннотированного списка.

В основу настоящей работы легли батометрические и сетные пробы фитопланктона, собранные в разные сезоны 1978—2001 гг. преимущественно в прибрежных

водах Японского и Охотского морей. Материал изучался с помощью светового и трансмиссионного электронного микроскопов. Подготовку материала для микроскопического исследования проводили по стандартным методикам (Hasle, Fryxell, 1970; Орлова, 1987). В работе использована терминология, принятая для диатомовых водорослей (Anonymous, 1975; Предложения..., 1977; Ross et al., 1979), с уточнениями и дополнениями, приведенными для рода *Chaetoceros* (Rines, Hargraves, 1988). Список составлен по системе рода, предложенной С. Ostensfeld (1903), с изменениями и дополнениями (Rines, Hargraves, 1988; Hernández-Becerril, 1996).

Список включает 67 видов и 16 внутривидовых таксонов (7 разновидностей, 7 форм и 2 подформы) (см. таблицу). Флористический состав дополнен новым для морей России таксоном *C. compressus* var. *hirtisetus*, впервые найденным в Японском море. Наибольшее число таксонов отмечено в Японском море — 64 вида и 14 внутривидовых таксонов, в Охотском море известно 49 видов и 6 внутривидовых таксонов, в Беринговом море — 41 и 3 соответственно. Виды относятся к 2 под родам и 18 секциям. Наиболее объемным по числу входящих в него таксонов оказался под род *Hyalochaete* — 51 вид и 13 внутривидовых таксонов в 15 секциях, что составляет 76% от общего числа таксонов. Под род *Chaetoceros* включает 16 видов и 3 внутривидовых таксона из 3 секций, что составляет 24% соответственно.

Таксономический состав рода *Chaetoceros* в дальневосточных морях России

Таксон	Японское море	Охотское море	Берингово море	Литературные источники
Подрод <i>Chaetoceros</i> (<i>Phaeoceros</i> Gran)				
1-я секция <i>Atlantica</i> Ostf.				
<i>C. atlanticus</i> Cl. var. <i>atlanticus</i>	+	+	+	4—7, 9—13, 15—18, 20—23, 26, 29—32, 34—36, 38
<i>C. atlanticus</i> var. <i>neapolitanus</i> (Schröd.) Hust.	+	+	+	9, 13, 14, 18, 19, 21, 35, 38
<i>C. atlanticus</i> var. <i>skeleton</i> (Schütt) Hust.	+	—	—	19
<i>C. dictyota</i> Ehr.	+	+	—	9, 14, 19, 23, 31, 35, 38
2-я секция <i>Borealis</i> Ostf.				
<i>C. borealis</i> Bail.	+	+	+	1, 9—16, 18, 21, 23, 26, 29, 31, 34, 35, 38
<i>C. coarctatus</i> Laud.	+	+	—	9, 14, 17—19, 34, 38
<i>C. criophilus</i> Castr.	+	—	+	4, 7
<i>C. dadayi</i> Pav.	+	+	—	3, 9, 14, 19
<i>C. danicus</i> Cl.	+	+	+	1, 5, 6, 9, 11, 13—16, 19, 20, 22, 23, 26, 31, 35, 38
<i>C. densus</i> Cl.	+	+	+	7, 9, 11—14, 16, 17, 21, 35
<i>C. eibenii</i> Grun.	+	+	+	9, 14, 19, 38
<i>C. rostratus</i> Laud.	+	—	—	13, 14, 19, 35, 38
<i>C. tetrastichon</i> Cl.	—	+	—	13, 14, 19
3-я секция <i>Peruviana</i> Hern.-Bec.				
<i>C. concavicornis</i> Mangin	+	+	+	7, 9, 10, 12—19, 21, 26, 34—36, 38
<i>C. convolutus</i> Castr. f. <i>convolutus</i>	+	+	+	1, 9—26, 29—31, 34, 36, 38
<i>C. convolutus</i> f. <i>volans</i> Smirnova	—	+	—	16
<i>C. pendulus</i> Karst.	+	+	—	19, 23, 31, 35, 37, 38
<i>C. peruvianus</i> Bright.	+	+	+	4, 7, 9, 13, 14, 16, 18—20, 22, 23, 29—31, 34—36, 38
<i>C. volans</i> Schütt	+	+	+	1, 2, 11, 13, 14, 16, 17, 19

Таксон	Японское море	Охотское море	Берингово море	Литературные источники
Подрод <i>Hyalochaete</i> Gran.				
4-я секция <i>Dicladia</i> Gran.				
<i>C. decipiens</i> Cl. f. <i>decipiens</i>	+	+	+	1, 2, 4—7, 9—26, 29—38
<i>C. decipiens</i> f. <i>singularis</i> Gran	+	+	+	1, 12, 17, 19, 21
<i>C. lorenzianus</i> Grun. f. <i>lorenzianus</i>	+	+	+	4, 7, 9, 14, 17—20, 25, 35, 38
<i>C. lorenzianus</i> f. <i>singularis</i> Takano	+	—	—	27
<i>C. mitra</i> (Bail.) Cl.	+	+	+	1, 9, 13, 14, 16, 19, 22, 26, 31, 35, 38
5-я секция <i>Cylindrica</i> Ostf.				
<i>C. lauderi</i> Ralfs	+	+	—	13, 14, 19, 29, 35, 36, 38
<i>C. teres</i> Cl.	+	+	+	1, 4—7, 9, 12—21, 23, 26, 29, 35, 38
6-я секция <i>Compressa</i> Ostf.				
<i>C. compressus</i> Laud. var. <i>compressus</i>	+	+	+	1—7, 9—13, 15—26, 29—31, 33—36, 38
<i>C. compressus</i> var. <i>hirtisetus</i> Rines et Hargraves*	+	—	—	38
<i>C. contortus</i> Schütt	+	—	—	6
7-я секция <i>Protuberantia</i> Ostf. emend. Hern.-Bec.				
<i>C. didymus</i> Ehr. var. <i>didymus</i>	+	+	+	1, 2, 4—7, 9, 11, 13—16, 18—23, 26, 29—31, 33, 35, 36, 38
<i>C. didymus</i> var. <i>protuberans</i> (Laud.) Gran et Yendo	+	+	—	1, 5, 6, 13, 14, 19, 23, 29, 31, 35, 38
<i>C. didymus</i> f. <i>singularis</i> Takano	+	—	—	27
8-я секция <i>Constricta</i> Ostf.				
<i>C. constrictus</i> Gran	+	+	+	1—6, 9, 11—19, 21, 23, 26, 29, 34, 36, 38
<i>C. setoensis</i> Ikari	+	—	—	19
<i>C. siamensis</i> Ostf.	+	—	—	19
<i>C. vanheurckii</i> Gran.	+	+	—	7, 13, 14, 18, 19
9-я секция <i>Stenocincta</i> Ostf.				
<i>C. affinis</i> Laud. var. <i>affinis</i>	+	+	+	1, 5, 6, 9, 11, 13—15, 18—20, 22, 23, 26, 29—31, 34—36, 38
<i>C. affinis</i> var. <i>willei</i> (Gran) Hust.	+	—	+	17, 19
<i>C. affinis</i> f. <i>singularis</i> Kokubo subf. <i>singularis</i>	+	—	—	19, 27
<i>C. affinis</i> f. <i>singularis</i> subf. <i>extreme</i> Takano	+	—	—	27
<i>C. affinis</i> f. <i>singularis</i> subf. <i>ferox</i> Takano	+	—	—	27
<i>C. costatus</i> Pav.	+	+	—	9, 14, 19, 36, 38

Таксон	Японское море	Охотское море	Берингово море	Литературные источники
10-я секция <i>Laciniosa</i> Ostf.				
<i>C. brevis</i> Schütt	+	+	+	1, 9, 11, 14, 15, 18, 19, 21, 23, 26, 29, 35, 38
<i>C. distans</i> Cl.	+	—	+	19, 21
<i>C. laciniosus</i> Schütt	+	+	+	1, 2, 9, 11, 13—24, 26, 29—31, 33, 35, 36, 38
<i>C. pelagicus</i> Cl.	+	—	—	9, 19, 22, 23, 31, 32, 35, 36, 38
11-я секция <i>Diadema</i> Ostf. emend. Gran				
<i>C. coronatus</i> Gran	—	+	+	16
<i>C. diadema</i> (Ehr.) Gran	+	+	+	1, 4—7, 9—11, 13—23, 26, 29—31, 34—36, 38
<i>C. holsaticus</i> Schütt	+	+	—	13, 14, 16, 19, 33, 38
<i>C. seiracanthus</i> Gran	+	+	+	9, 12—14, 18, 19, 21, 35, 38
12-я секция <i>Diversa</i> Ostf.				
<i>C. diversus</i> Cl.	+	+	—	9, 14, 19, 22, 23, 30, 35, 38
<i>C. messanensis</i> Castr.	+	—	+	7, 9, 19, 35, 38
13-я секция <i>Brevicatenata</i> Gran				
<i>C. compactus</i> Ikari	+	—	—	19
<i>C. crinitus</i> Schütt	+	—	—	19
<i>C. fragilis</i> Meunier	+	—	+	13, 14
<i>C. ingolfianus</i> Ostf.	+	+	—	5, 6, 38
<i>C. karianus</i> Grun.	+	—	+	23, 29, 35, 38
<i>C. paradoxus</i> Cl.	+	—	—	19
<i>C. paulsenii</i> Ostf.	+	—	—	23, 35, 38
<i>C. pseudocrinitus</i> Ostf.	+	+	—	9, 14, 19, 20, 22, 23, 29—31, 35—38
<i>C. salsugineus</i> Takano	+	+	—	28, 35—38
<i>C. similis</i> Cl.	+	+	+	1, 9, 11, 14, 16, 38
<i>C. subtilis</i> Cl. var. <i>subtilis</i>	+	+	+	1, 9, 11, 16, 23, 35, 38
<i>C. subtilis</i> var. <i>abnormis</i> Pr.-Lavr. f. <i>abnormis</i>	+	—	—	36
<i>C. subtilis</i> var. <i>abnormis</i> f. <i>simplex</i> Pr.-Lavr.	+	—	—	36
<i>C. subtilis</i> f. <i>knipowitschii</i> (Henckel) Pr.-Lavr.	—	+	—	16
<i>C. wighamii</i> Brightw.	+	+	+	16, 25, 35, 38
14-я секция <i>Curviseta</i> Ostf. emend. Gran				
<i>C. curvisetus</i> Cl.	+	+	+	9, 13, 17—20, 22, 23, 29, 31, 34—38
<i>C. debilis</i> Cl.	+	+	+	1, 4—7, 9—26, 29—34, 36, 38
<i>C. pseudocurvisetus</i> Mangin	+	—	—	19, 35, 38
15-я секция <i>Anastomosantia</i> Ostf.				
<i>C. anastomosans</i> Grun.	+	+	—	9, 14, 19, 31, 35, 36, 38
16-я секция <i>Furcellata</i> Ostf.				
<i>C. cinctus</i> Gran	+	+	+	9, 14, 16, 19, 24, 25, 35, 38

Таксон	Японское море	Охотское море	Берингово море	Литературные источники
<i>C. furcillatus</i> Bail.	+	+	+	1, 9, 13—15, 18, 19, 21, 26, 34, 38
<i>C. radicans</i> Schütt	+	+	+	1, 5, 6, 12—14, 16—18, 20—25, 29, 31, 34—36, 38
<i>C. tortissimus</i> Gran	+	—	—	19, 38
17-я секция <i>Socialia</i> Ostf.				
<i>C. socialis</i> Laud. f. <i>socialis</i>	+	+	+	2, 9, 10, 12—26, 29—36, 38
<i>C. socialis</i> f. <i>radicans</i> (Schütt) Pr.-Lavr.	+	+	—	8, 9, 14, 19, 38
18-я секция <i>Simplicia</i> Ostf.				
<i>C. borgei</i> Lemm.	+	—	—	35, 38
<i>C. ceratosporus</i> Ostf.	—	+	+	8, 16
<i>C. muelleri</i> Lemm.	+	—	—	23, 29, 35—38
<i>C. neogracilis</i> (Schütt) Van Lan.	+	+	+	2, 4—7, 9, 11, 14, 22, 23, 29—31, 35, 38
<i>C. simplex</i> Ostf.	+	+	+	9, 11, 13, 14, 20, 22, 23, 29, 31, 32, 35—36, 38
<i>C. tenuissimus</i> Meunier	+	+	—	16, 22, 23, 29, 35—36, 38

Примечание. * — разновидность, новая для морей России, «+» — вид присутствует, «—» — вид отсутствует. Цифры означают номер ссылки на литературный источник: 1 — Киселев, 1931; 2 — Skvortzow, 1931; 3 — Skvortzow, 1932; 4 — Aikawa, 1932; 5 — Киселев, 1934а; 6 — Киселев, 1934б; 7 — Гайл, 1936; 8 — Киселев, 1937; 9 — Гайл, 1950; 10 — Кусморская, 1950; 11 — Киселев, 1953; 12 — Motoda, Kawarada, 1955; 13 — Киселев, 1959а; 14 — Киселев, 1959б; 15 — Семина, Жузе, 1959; 16 — Смирнова, 1959; 17 — Takano, 1959; 18 — Кузьмина, 1962; 19 — Yamaji, 1966; 20 — Рура, 1971; 21 — Motoda, Minoda, 1974; 22 — Коновалова, 1974; 23 — Коновалова, 1979; 24 — Alexander, Chapman, 1981; 25 — Schaldelmeier, Alexander, 1981; 26 — Семина, 1981; 27 — Takano, 1983а; 28 — Takano, 1983б; 29 — Коновалова, 1984; 30 — Паутова, 1984; 31 — Орлова, 1984; 32 — Селина, 1985; 33 — Селина, 1988; 34 — Семина, Зернова, 1987; 35 — Орлова, 1990; 36 — Орлова и др., 2000; 37 — Селина, Орлова, 2001; 38 — оригинальные данные.

Наибольшее число таксонов входят в секц. *Brevicatenata* подрода *Hyalochaete* — 15 вместе с внутривидовыми таксонами. На втором месте — секция *Borealia* подрода *Chaetoceros* (9 видов). Секции *Peruviana*, *Stenocincta* и *Simplicia* насчитывают по 6 таксонов каждая; секц. *Dicladia* — 5. В остальных секциях число таксонов варьирует от 4 до 1. Таксономический состав исследуемых морей различается незначительно. В Беринговом море равное число таксонов содержат секции *Borealia*, *Brevicatenata* и *Simplicia*, в Охотском — секции *Borealia*, *Brevicatenata*, в Японском море преобладает секц. *Brevicatenata*. Указанные различия в пределах секций, вероятно, объясняются не только особенностями гидрологического режима дальневосточных морей, а главным образом разной степенью изученности рода *Chaetoceros* в этих районах. В целом, полученные нами данные согласуются с результатами анализа таксономической структуры рода *Chaetoceros* в арктических морях России (Гогорев, 2002). Отличие состоит в существенном преобладании секций *Brevicatenata* и *Borealia* в дальневосточных морях России, в то время как в арктическом бассейне второй по числу таксонов секцией является *Simplicia*, что определяется шельфовым характером арктических морей (Гогорев, 2000).

Благодарности

Работа была выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-500080).

- Гайл Г. И. Распределение фитопланктона в поверхностных слоях прибрежных вод северо-западной части Японского моря // Вестн. ДВФ АН СССР. 1936. № 8. С. 164—199.
- Гайл Г. И. Определитель фитопланктона Японского моря // Изв. ТИНРО. 1950. Т. 33. С. 3—177.
- Гайл Г. И. Весенний фитопланктон юго-восточной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. 1963. Т. 49. С. 137—158.
- Гогорев Р. М. Род *Chaetoceros* (Bacillariophyta) в арктических морях России // Тр. Междунар. конф. «Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современное состояние». СПб., 2000. С. 418—422.
- Гогорев Р. М. Виды рода *Chaetoceros* Ehr. (Bacillariophyta) в арктических морях России / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2002. 31 с.
- Киселев И. А. Состав и распределение фитопланктона в Амурском лимане // Исследование морей СССР. 1931. Вып. 14. С. 31—120.
- Киселев И. А. Арктические и средиземноморские элементы в фитопланктоне Амурского лимана, их происхождение и распределение // Бюл. Тихоокеан. Комитета АН СССР. 1934а. № 3. С. 41—43.
- Киселев И. А. Сезонные изменения в бухте Патрокл Японского моря // Бюл. Тихоокеан. Комитета АН СССР. 1934б. № 3. С. 45—48.
- Киселев И. А. Состав и распределение фитопланктона в северной части Берингова и южной части Чукотского морей // Исследование морей СССР. 1937. Вып. 25. С. 217—245.
- Киселев И. А. Периодичность планктонных водорослей одной из гаваней Японского моря // Диатомовый сборник. Л., 1953. С. 173—179.
- Киселев И. А. Качественный и количественный состав фитопланктона и его распределение в водах у Южного Сахалина и южных Курильских островов // Исследование дальневосточных морей. 1959а. Вып. 6. С. 58—77.
- Киселев И. А. Состав фитопланктона морских вод Южного Сахалина и южных Курильских островов // Исследование дальневосточных морей. 1959б. Вып. 6. С. 162—172.
- Коновалова Г. В. Сезонная динамика и видовой состав основных компонентов микро- и наннопланктона Амурского залива Японского моря / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1974. 24 с.
- Коновалова Г. В. Видовой состав и численность фитопланктона залива Посета (Японское море) // Исследование пелагических и донных организмов дальневосточных морей. Владивосток, 1979. С. 6—16.
- Коновалова Г. В. Видовой состав фитопланктона залива Восток // Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья. Владивосток, 1984. С. 93—98.
- Кузьмина А. И. Фитопланктон Курильских проливов как показатель различных водных масс // Исследование дальневосточных морей. 1962. Вып. 8. С. 6—90.
- Кусморская А. П. Состав и распределение планктона северо-западной части Японского моря в первую половину лета 1941 г. // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва. 1950. Т. 2. С. 253—280.
- Орлова Т. Ю. К морфологии некоторых представителей рода *Chaetoceros* Ehr. (Bacillariophyta) из Японского моря // Нов. сист. низш. раст. Л., 1987. Т. 24. С. 68—71.
- Орлова Т. Ю. К вопросу о формировании апертур у представителей рода *Chaetoceros* (Bacillariophyta) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 988—990.
- Орлова Т. Ю. Видовой состав и динамика плотности планктонных диатомей бухты Витязь // Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья. Владивосток, 1984. С. 109—114.
- Орлова Т. Ю. Диатомовые водоросли планктона неритических вод Южного Приморья / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1990. 26 с.
- Орлова Т. Ю., Селина М. С., Стоник И. В. Фитопланктон устья реки Туманной и сопредельных вод залива Петра Великого // Экологическое состояние и биота юго-западной части залива Петра Великого и устья реки Туманной. Владивосток, 2000. Т. 1. С. 129—146.
- Паутова Л. А. Видовой состав фитопланктона пролива Старка (залив Петра Великого) // Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья. Владивосток, 1984. С. 99—103.
- Предложения для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 2. С. 192—213.
- Рура А. Д. Список фауны и флоры залива Посета Японского моря // Исследование фауны морей. 1971. Вып. 8. № 16. С. 302—303.
- Рура А. Д. Фитопланктон прибрежных вод южного Сахалина // Исследование фауны морей. 1985. Т. 30. С. 69—71.
- Селина М. С. Японское море (фитопланктон) // Ежегодник качества морских вод по гидробиологическим показателям за 1984 г. Л., 1985. С. 215—241.
- Селина М. С. Весенне-осенний фитопланктон в заливах Японского моря // Тр. ДВНИГМИ. 1988. С. 60—68.
- Селина М. С., Орлова Т. Ю. Дополнение к флоре микроводорослей планктона Японского моря // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 9. С. 28—32.
- Семина Г. И. Качественный состав фитопланктона западной части Берингова моря. Ч. 2. Диатомовые водоросли // Экология морского фитопланктона. М., 1981. С. 6—32.
- Семина Г. И., Жузе А. П. Диатомовые водоросли в биоценозах и танатоценозах западной части Берингова моря // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1959. Т. 30. С. 52—67.
- Семина Г. И., Зернова В. В. Планктонные диатомовые водоросли района о. Шикотан // Биология объектов марикультуры. М., 1987. С. 76—92.

Смирнова Л. И. Фитопланктон Охотского моря и Прикурильского района // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1959. Т. 30. С. 3—51.

Aikawa H. On the summer plankton in the waters of the west Aleutian Islands in 1928 // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1932. Vol. 6. P. 191—200.

Alexander V., Chapman T. The role of epontic algal communities in Bering Sea ice // The Eastern Bering Sea shelf: oceanography and resources. 1981. Vol. 2. P. 773—780.

Anonymous. Proposals for a standartization of diatom terminology and diagnoses // Nova Hedwigia. 1975. Beih. 53. P. 323—354.

Ehrenberg C. G. Einige vorläufige Resultate der Untersuchungen der von der Südpolarreise des Capitain Ross, so wie in den Herrn Schayer und Darwin zugekommenen Materialien über das verhalten des kleinstenlebens in den oceanen und des Weltmeers // Ber. Bekannt. Verhand. Königl. preuss. Akad. Wiss. Berlin, 1844. P. 182—207.

Hasle G. R., Fryxell G. A. Diatoms: Cleaning and mounting for light and electron microscopy // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1970. Vol. 89. P. 469—474.

Hernández-Becerril D. U. A morphological study of *Chaetoceros* species (Bacillariophyta) from the plankton of the Pacific Ocean of Mexico // Bull. nat. Hist. Mus. London (Bot.). 1996. Vol. 26. P. 1—73.

Motoda S., Minoda T. Plankton of the Bering Sea // Oceanography of the Bering Sea. Fairbanks, Univ. of Alaska, 1974. P. 207—241.

Motoda S., Kawarada Y. Diatom communities in Western Aleutian waters on the basis of net samples collected in May—June 1953 // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1955. Vol. 6. N 3. P. 191—200.

Orlova T. Yu., Selina M. S. Morphology and ecology of the bloom-forming planktonic diatom *Chaetoceros salsugineus* Takano in the Sea of Japan // Botanica Marina. 1993. Vol. 36. P. 123—130.

Ostenfeld C. H. Phytoplankton from the sea around the Faeröes // In: E. Warming. Botany of the Faeröes. Copenhagen, 1903. Vol. 2. P. 558—612.

Rines J. E. B., Hargraves P. E. Morphology and taxonomy of *Chaetoceros compressus* Lauder var. *hirtisetus* var. nova, with preliminary consideration of closely related taxa // Diatom Research. 1990. Vol. 5. N 1. P. 113—127.

Ross R., Cox E. J., Karayeva N. I. et al. An emended terminology for the siliceous components of the diatom cell // Nova Hedwigia. 1979. Beih. 64. P. 513—533.

Schandelmeier L., Alexander V. An analysis of the influence of ice on spring phytoplankton population structure in the southeast Bering Sea // Limnol. Oceanogr. 1981. Vol. 26. N 5. P. 935—943.

Skvortzow B. W. Plankton diatoms from Vladivostok Bay // Philipp. J. Sci. 1931. Vol. 46. N 1. P. 77—83.

Skvortzow B. W. Marine diatoms from the Kanazawa oyster experimental station of Japan // Philipp. J. Sci. 1932. Vol. 47. N 1. P. 119—130.

Takano H. Plankton diatoms in Western Aleutian waters in the summer, 1953 // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. 1959. N 23. P. 1—11.

Takano H. New and rare diatoms from Japanese marine waters — IX. A new *Rhaphoneis* emitting mucilaginous threads // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. 1983a. N 109. P. 27—39.

Takano H. New and rare diatoms from Japanese marine waters. X. A new *Chaetoceros* common in estuaries // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. 1983b. Vol. 110. P. 1—11.

VanLandingham S. L. Catalogue of the fossil and recent genera and species of diatoms and their synonyms. II. *Bacteriastrium* through *Coscinodiscus*. Cramer, 1968. P. 494—1086.

Yamaji I. Illustrations of the marine plankton of Japan. Osaka: Hoikusha Publ. Co., 1966. 369 p.

SUMMARY

A checklist of the genus *Chaetoceros* from the Far-Eastern seas of Russia based on the original and literature data is presented. The list includes 67 species and 16 intraspecific taxa belonging to 2 subgenera: *Chaetoceros* and *Hyalochaeta* and 18 sections. *C. compressus* var. *hirtisetus* from the Sea of Japan is a new variety for the seas of Russia. The highest number of taxa is found in the Sea of Japan — 64 species and 14 intraspecific taxa. 49 species and 6 intraspecific taxa are recorded for the Sea of Okhotsk, for the Bering Sea 41 and 3 respectively.

© Л. Е. Муравник, А. Н. Иванова

ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ЛИСТОВЫХ ЖЕЛЕЗОК У *DROSERACEAE* В СВЯЗИ С СИНТЕЗОМ НАФТОХИНОНОВ. 2. ЦИТОПЛАЗМА

L. E. MURAVNIK, A. N. IVANOVA. ULTRASTRUCTURAL FEATURES OF LEAF GLANDS
IN *DROSERACEAE* RELATIVE TO SYNTHESIS OF NAPHTHOQUINONES. 2. CYTOPLASM

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: muravnik@kd1537.spb.edu
Поступила 26.06.2002

Работа является продолжением сравнительного исследования ультраструктуры листовых железок *Drosophyllum lusitanicum*, *Dionaea muscipula*, *Drosera rotundifolia* и *Aldrovanda vesiculosa* в связи с синтезом ими нафтохинонов. Она посвящена изучению компонентов цитоплазмы секреторных клеток, в первую очередь эндоплазматического ретикулума (ЭР) и лейкопластов, способных синтезировать вторичные метаболиты. Установлено, что в клетках *D. lusitanicum* и *D. rotundifolia* наряду с гранулярным эндоплазматическим ретикуломом (ГЭР) имеются агранулярные элементы (АЭР), наблюдаются контакты оболочки лейкопластов с цистернами ЭР, что обычно свойственно терпеноидогенным структурам. У *D. muscipula* и *A. vesiculosa* ни элементы АЭР, ни контакты цистерн ЭР с пластидами не обнаружены. Высказано предположение, что образование контактов между оболочкой лейкопластов и цистернами ЭР связано с синтезом 7-метилглюкона. Проведено детальное морфометрическое изучение лейкопластов, включающее определение линейных размеров, площадей, абсолютных и относительных объемов органелл. Для каждого вида растений характерен свой набор ультраструктурных признаков пластид. Обнаружена отрицательная корреляция между размерами лейкопластов и их числом на срезе клетки. Поскольку у *D. lusitanicum* и *D. muscipula* более высокое отношение площади поверхности к объему пластид, чем у *D. rotundifolia* и *A. vesiculosa*, сделано заключение о большей интенсивности синтетических и транспортных процессов в оболочке органелл этих растений.

Ключевые слова: *Droseraceae*, *Drosophyllum lusitanicum*, *Dionaea muscipula*, *Drosera rotundifolia*, *Aldrovanda vesiculosa*, плотоядные растения, листовые железки, ультраструктура, эндоплазматический ретикулум, пластиды, морфометрия, нафтохиноны.

В состав пигментов растений из сем. *Droseraceae* входят антоцианины, флавонолы и нафтохиноны (Gilchrist, Juniper, 1974; Juniper et al., 1989). Все они относятся к растительным фенолам и образуются из фенилаланина по шикиматному пути (Гудвин, Мерсер, 1986). При конденсации фенольного остатка с соответствующим полипрепиловым радикалом возникают терпеноидные хиноны, к числу которых принадлежат широко распространенные пластохиноны и убихиноны.

Так как большинство вторичных метаболитов токсично для цитоплазмы клеток самого растения, они откладываются в изолированных мембраной компартментах — в вакуолях (Wiermann, 1981; Deus-Neumann, Zenk, 1986; Wink, 1993; Mol et al., 1998; Alfenito et al., 1998) или клеточной оболочке (Markham et al., 2000; Муравник, Иванова, 2002). Показано, что местом накопления флавоноидов служат вакуоли, но образование этих пигментов осуществляется в хлоропластах (Гудвин, Мерсер, 1986). Органеллами, которые имеют отношение к синтезу и модификации терпеноидов, считаются ЭР и пластиды (Васильев, 1977; Gleizes et al., 1983; Cheniclet, Carde, 1985; Гудвин, Мерсер, 1986). На основании ряда исследований был сделан вывод, что пластиды полностью автономны в синтезе целого ряда фенольных соединений (Запрометов, 1993). Вместе с тем активность некоторых ферментов шикиматного пути проявляется и в цитозоле (см. обзор: Пасешниченко, 1995).

Немало публикаций посвящено ультраструктурным особенностям железистых образований, синтезирующих эфирные масла, смолы или политерпены (Fahn, 1979; Cheniclet, Carde, 1985; Kolalite, 1998; Vassilyev, 2000, и др.). Общность начальных этапов биосинтеза нафтохинонов и терпеноидов позволяет проводить сопоставление ультраструктуры железистых трихомов растений, специализирующихся на продукции этих соединений.

ТАБЛИЦА 1

Состав нафтохинонов и ультраструктура цитоплазмы секторных клеток железок у представителей сем. *Droseraceae*

	<i>Drosophyllum lusitanicum</i>	<i>Drosera rotundifolia</i>	<i>Dionaea muscipula</i>	<i>Aldrovanda vesiculosa</i>
Нафтохиноны				
Плюмбагин	+1	+1	+1	+1, 4
7-Метилюглон	+2	+2, 3	—2	—2
Ультраструктура				
Эндоплазматический ретикулум	ГЭР в виде трубочек и редких цистерн; АЭР есть	ГЭР в виде цистерн, иногда образующих стопки; АЭР есть	ГЭР в виде цистерн, редко образующих стопки; АЭР нет	ГЭР в виде цистерн, часто образующих крупные стопки; АЭР нет
Ретикулярные обкладки пластид	Имеются короткие фрагменты ГЭР	Значительная часть оболочки окружена футляром из ГЭР	Отсутствуют	Отсутствуют

Примечание. ¹ — Zenk et al., 1969; ² — Durand, Zenk, 1974; ³ — Budzianowski, 1995, 1996; ⁴ — Adamec, 1999.

Химический состав нафтохинонов таксоноспецифичен для растений из сем. *Droseraceae* (табл. 1). Чаше других веществ и в заметно большем количестве в них встречаются плюмбагин и 7-метилюглон (Zenk et al., 1969; Durand, Zenk, 1974). Наличие плюмбагина было продемонстрировано у *Drosera* (Durand, Zenk, 1971), *Drosophyllum* (Durand, Zenk, 1974), *Dionaea* и *Aldrovanda* (Culham, Gornall, 1994), а 7-метилюглона — только у *Drosophyllum* и *Drosera* (Culham, Gornall, 1994).

В настоящей работе проводилось сравнительное исследование цитоплазмы секторных трихомов листьев плотоядных растений из сем. *Droseraceae* (*Drosera rotundifolia* L., *Dionaea muscipula* Ellis, *Aldrovanda vesiculosa* L., *Drosophyllum lusitanicum* L.) с целью выявления связи между особенностями ультраструктуры органелл и синтезом нафтохинонов.

Материал и методы исследования

Детальная характеристика материала, методов его подготовки и анализа приведена в предыдущей статье этой серии (Муравник, Иванова, 2002).

Количественные данные для пластид получали путем прямых измерений (определение площади, линейных размеров и числа органелл на срезе клетки) и расчетов. Парциальный объем пластид находили делением площади всех пластид на срезе клетки на площадь самой клетки. Абсолютный объем лейкопластов рассчитывали по формуле для эллипсоида

$$V = \frac{4}{3} \pi a^2 b,$$

где a — 1/2 меньшей оси, b — 1/2 большей оси органеллы.

У каждого из четырех видов растений число исследованных железок варьировало от 5 до 10. Число пластид в пределах одного варианта, для которых получены количественные данные, составило 60—80. Средние арифметические значения, стандартные отклонения и ошибки среднего арифметического были рассчитаны для 5 %-го уровня значимости.

Ультраструктурная характеристика цитоплазмы секреторных клеток слизевых железок *Drosophyllum lusitanicum* Link

Эндоплазматический ретикулум пронизывает всю цитоплазму секреторных клеток росолиста. Его особенность состоит в том, что гранулярные цистерны, как правило, короткие и выявляются редко, в то же время трубочки большего, чем цистерны диаметра (60—100 нм), образуют разветвленную сеть и являются весьма многочисленными (см. рисунок, а; табл. 1). Несмотря на то что трубочки в несколько раз толще цистерн, они тоже относятся к гранулярным элементам. Плотность распределения рибосом, связанных с трубочками, меньше, чем связанных с цистернами. Ретикулярные профили, не содержащие рибосом, тоже существуют. Еще более расширенные в диаметре, они формируют свою сеть, между элементами которой находятся островки цитоплазмы. Содержимое ретикулярных цистерн прозрачное.

Аппарат Гольджи выглядит активным (см. рисунок, д), однако в разных клетках его состояние различно. В одной диктиосоме количество цистерн может варьировать от 4 до 8, по толщине и характеру их содержимого легко определяются полюса диктиосом. На элементах *транс*-полюса формируются окаймленные пузырьки. Рядом с *цис*- и медианными цистернами находятся пузырьки, напоминающие окаймленные, но в 2 раза меньшего диаметра. Помимо первых двух типов пузырьков диктиосомы часто продуцируют крупные секреторные пузырьки с фибриллярным содержимым. Диаметр этих пузырьков изменяется в широких пределах и достигает 0.30—0.35 μm . Следует отметить, что формирование крупных пузырьков может происходить почти у каждой цистерны, при этом размер пузырьков увеличивается по направлению от *цис*- к *транс*-стороне диктиосомы, а концентрация секрета в них возрастает.

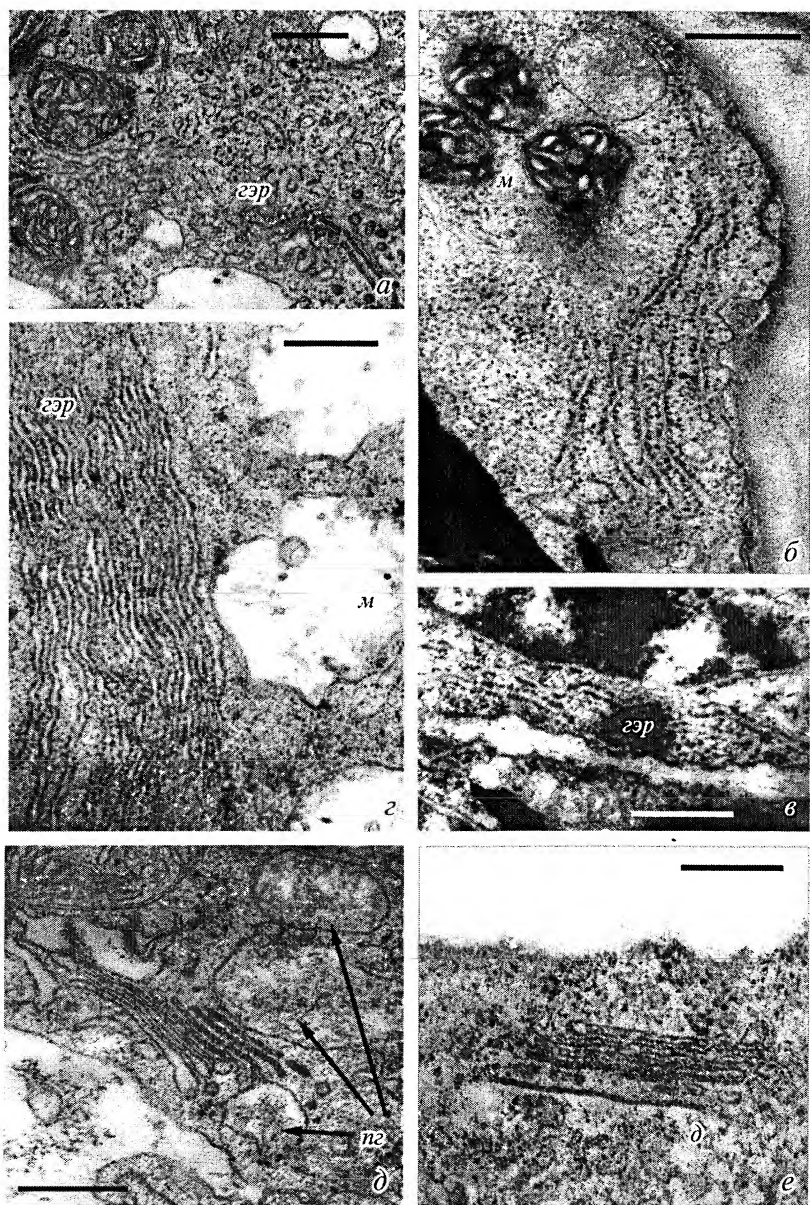
Пластиды — медкие лейкопласты (табл. I, а; табл. 2, 3) — часто удлинённой формы. Для них характерны высокие показатели отношения большего диаметра к меньшему, а также периметра к площади среза (табл. 4). В однородной зернистой, как правило, конденсированной строме находятся светлые тилакоиды, которые могут образовывать вакуолоподобные расширения. Периферический пластидный ретикулум состоит из одного-двух элементов, лежащих параллельно оболочке пластиды. На поперечных срезах многих органелл отчетливо выявляется трубчатый комплекс. Пластоглобулы мелкие (0.14 μm) и редкие. Рядом с некоторыми органеллами имеются короткие элементы ЭР (табл. I, а, стрелка; табл. 1). Лейкопласты часто встречаются на поперечных срезах секреторных клеток, в среднем по 9 органелл.

Митохондрии содержат светлый матрикс и хорошо развитые кристы (табл. II, а). В тех секреторных клетках, где активность аппарата Гольджи выражена в большей степени, митохондрии конденсированные (табл. II, з). Микротела округлой или овальной формы с электронно-плотным содержимым (табл. II, д), редко встречаются в цитоплазме. Их линейные размеры не превышают $0.5 \times 0.35 \mu\text{m}$.

Ультраструктурная характеристика цитоплазмы секреторных клеток слизевых железок *Drosera rotundifolia* L.

Эндоплазматический ретикулум представлен одиночными или собранными в группы гранулярными цистернами (см. рисунок, б; табл. 1). Сгруппированные цистерны иногда лежат параллельно друг другу, образуя стопки. Одиночные ретикулярные элементы располагаются рядом с плазмалеммой, тонопластом, пластидной оболочкой. Выявляются также элементы агранулярного эндоплазматического ретикула.

В клетках, занимающих различное положение в головке железистого волоска рослянки, активность аппарата Гольджи неодинакова. В палисадных клетках на



Эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи в секреторных клетках у представителей сем. *Droseraceae*.

а, д — *Drosophyllum lusitanicum*; б — *Drosera rotundifolia*; в, е — *Dionaea muscipula*; г — *Aldrovanda vesiculosa*. гэр — гранулярный эндоплазматический ретикулум; д — диктиосома; м — митохондрия; пг — пузырек Гольджи. Масштабная линейка: а—г — 0.53 μm ; д, е — 0.25 μm .

вершине головки диктиосомы, отчленяющие крупные пузырьки с фибриллярным секретом, являются основной органеллой цитоплазмы. Наблюдается экзоцитоз пузырьков Гольджи не только за плазмалемму, но и в полость вакуолей. В клетках, покрывающих боковую поверхность головки, активность аппарата Гольджи значительно ниже, при этом пузырьки с фибриллами в них образуются редко.

Лейкопласты довольно крупные, овальной или грушевидной формы, их объем составляет в среднем 0.53 μm^3 (табл. 1, б; табл. 2—4). Отношение периметра оболочки

ТАБЛИЦА 2

Ультраструктурная характеристика пластид в секреторных клетках железок у представителей сем. *Droseraceae*

Характеристика пластид	<i>Drosophyllum lusitanicum</i>	<i>Drosera rotundifolia</i>	<i>Dionaea muscipula</i>	<i>Aldrovanda vesiculosa</i>
Форма	Удлиненная, овальная, амебоидная	Овальная, грушевидная	Овальная, амебоидная	Овальная, амебоидная
Строма	Плотная, часто конденсированная	Зернистая, средней плотности	Неоднородная, средней плотности	Зернистая, светлая
Тилакоиды	Светлые, образуют расширения, собраны в группы	Светлые, образуют крупные расширения, одиночные	Светлые, кое-где разбухшие, одиночные	С мелкими осмиофильными включениями, образуют расширения, формируют рыхлую сеть
Периферический ретикулум	Одиночные или двойные элементы, четко-видные	Одиночные элементы	Одиночные элементы	Одиночные или двойные элементы
Трубчатый комплекс	Хорошо выражен	Хорошо выражен	Хорошо выражен	Отсутствует
Пластоглобулы	Единичные, светлые	Многочисленные, осмиофильные	Многочисленные, с разной степенью осмиофильности	Мелкие, единичные, осмиофильные
Крахмал	Отсутствует	Отсутствует	Мелкие зерна	Отсутствует
Рибосомы	Есть	Есть	Есть	Есть
Ретикулярные обкладки	Короткие фрагменты ЭР	Значительная часть оболочки окружена футляром из ЭР	Отсутствуют	Отсутствуют

ТАБЛИЦА 3

Размеры пластид в секреторных клетках железок у представителей сем. *Droseraceae*

Виды	Парциальный объем пластид в цитоплазме, %	Число пластид на срезе клетки	Большой диаметр, μm	Меньший диаметр, μm
<i>Drosophyllum lusitanicum</i>	2.31 ± 0.08	8.60 ± 0.72	1.17 ± 0.10	0.39 ± 0.02
<i>Drosera rotundifolia</i>	2.41 ± 0.28	2.17 ± 0.20	1.65 ± 0.07	0.71 ± 0.03
<i>Dionaea muscipula</i>	0.81 ± 0.26	2.93 ± 0.37	1.12 ± 0.06	0.31 ± 0.02
<i>Aldrovanda vesiculosa</i>	2.07 ± 0.29	1.15 ± 0.15	1.36 ± 0.08	0.72 ± 0.03

ТАБЛИЦА 3 (продолжение)

Виды	Периметр 1 пластиды, μm	Площадь среза 1 пластиды, μm^2	Объем 1 пластиды, μm^3
<i>Drosophyllum lusitanicum</i>	3.16 ± 0.24	0.45 ± 0.06	0.13 ± 0.03
<i>Drosera rotundifolia</i>	4.29 ± 0.17	1.06 ± 0.07	0.53 ± 0.05
<i>Dionaea muscipula</i>	2.87 ± 0.16	0.34 ± 0.04	0.08 ± 0.02
<i>Aldrovanda vesiculosa</i>	3.78 ± 0.19	0.87 ± 0.06	0.42 ± 0.04

ТАБЛИЦА 4

Форма пластид в секреторных клетках железок
у представителей сем. *Droseraceae*

Виды	Отношение диаметров	Отношение периметра к площади среза
<i>Drosophyllum lusitanicum</i>	3.45 ± 0.32	9.07 ± 0.41
<i>Drosera rotundifolia</i>	2.61 ± 0.15	4.86 ± 0.23
<i>Dionaea muscipula</i>	4.48 ± 0.36	8.42 ± 0.53
<i>Aldrovanda vesiculosa</i>	2.21 ± 0.21	5.09 ± 0.25

пластиды к площади ее среза в 2 раза меньше, чем у *D. lusitanicum*. Частота встречаемости органелл на срезе клетки не превышает 2. Строма гомогенная и зернистая, в ней находятся светлые тилакоиды, которые могут иметь локальные расширения. В некоторых пластидах хорошо выражен трубчатый комплекс, он образует плотные скопления. Пластидный периферический ретикулум сформирован одиночными элементами. Пластоглобулы многочисленные, осmioфильные, их диаметр варьирует в пределах от 0.10 до 0.16 μm . Часть поверхности пластидной оболочки находится в соседстве с цитоплазматическими элементами ЭР (табл. 1; табл. I, б, стрелки).

Митохондрии имеют обычно хорошо развитые кристы и светлый матрикс (табл. II, б). В тех клетках на вершине головок железок, где происходит синтез ловчей слизи, матрикс конденсированный. Микротела по составу, частоте встречаемости и размерам ($0.5 \times 0.3 \mu\text{m}$) практически не отличаются от микротел в железках у *D. lusitanicum*.

Ультраструктурная характеристика цитоплазмы секреторных клеток пищеварительных железок *Dionaea muscipula* Ellis

В клетках железок у венеиной мухоловки гранулярный эндоплазматический ретикулум представлен цистернами, иногда образующими скопления в виде стопок (см. рисунок, в; табл. 1). Часть цистерн разбухает, формируя вакуолеподобные расширения, агранулярные трубочки не выявляются.

Активность аппарата Гольджи умеренная. В одних клетках рядом с диктиосомами встречаются крупные пузырьки, содержащие фибриллярный секрет, в других клетках — мелкие пузырьки (см. рисунок, е).

Пластиды отличаются морфологическим разнообразием (табл. I, в, табл. 2—4). Они имеют самые низкие показатели абсолютных и относительных объемов, но наиболее вытянутую форму среди изученных в данной работе пластид (о чем свидетельствует максимальное соотношение между большим и меньшим диаметрами органеллы). В неоднородной строме пластид находятся трубчатый комплекс, одиночные тилакоиды, часть из которых образует вакуолеподобные расширения, многочисленные пластоглобулы ($0.12 \mu\text{m}$) с разной степенью осmioфильности, а также мелкие крахмальные зерна. Ретикулярные цистерны рядом с лейкопластами практически не обнаруживаются (табл. 1). На срезе клетки встречается не более трех пластид.

Митохондрии имеют хорошо развитые кристы. Плотность митохондриального матрикса меньшая, чем плотность пластидной стромы. Микротела очень редкие.

Ультраструктурная характеристика цитоплазмы секреторных клеток пищеварительных железок *Aldrovanda vesiculosa* L.

Эндоплазматический ретикулум в клетках альдрованды представлен, как правило, скоплениями гранулярных цистерн, параллельно расположенных в виде стопок

(см. рисунок, з; табл. 1), одиночными цистернами, а также небольшим количеством трубочек, имеющих на своих мембранах рибосомы. Агранулярные элементы практически не выявляются. По соседству с цистернами ЭР находятся липидные капли и мелкие вакуоли. Многочисленные мембранно-связанные рибосомы, представленные моносомами, расположены на одинаковом расстоянии друг от друга. Встречаются картины локального расширения цистерн эндоплазматического ретикулума с образованием вакуолей.

Диктиосомы редкие, они образованы 5—6 цистернами, от краев всех цистерн отчленяется очень мало пузырьков.

Пластиды почти такие же крупные, как и в клетках *D. rotundifolia* (табл. I, з, табл. 2—4). Они имеют разнообразную форму. В светлой строме тилакоиды с мелкими расширениями образуют рыхлую сеть. Трубочатый комплекс не формируется. Пластоглобулы мелкие (0.06 мкм). Нет рядом с лейкопластами и ретикулярных футляров (табл. 1), однако иногда по соседству с пластидами находятся липидные капли. На поперечном срезе клетки можно обнаружить не более 1—2 лейкопластов.

Митохондрии являются наиболее многочисленными органеллами секреторных клеток. В нестимулированных железах в тех клетках, где ЭР образует стопки, они выглядят набухшими (см. рисунок, з), их внутренняя мембранная система почти не развита, в прозрачном митохондриальном матриксе выявляются редкие и короткие трубочатые кристы. Значительно реже встречаются секреторные клетки, в которых ЭР представлен одиночными цистернами, в них содержатся нормальные митохондрии с более или менее удлинёнными кристами (табл. II, в). Микротела округлые, их размеры не превышают 1.4×0.3 мкм. Они отличаются от микротел, описанных у других представителей сем. *Droseraceae*, более светлым содержимым, которое сопоставимо по плотности с гиалоплазмой (табл. II, е).

Обсуждение

В предыдущей работе этой серии (Муравник, Иванова, 2002) мы уделили внимание вакуолям и оболочке секреторных клеток железок плотоядных растений из сем. *Droseraceae*, в которых откладываются красные и желтые пигменты. Образование этих и других вторичных метаболитов происходит в цитоплазме, и основными структурами, участвующими в биосинтезе и модификации пигментов, следует рассматривать эндоплазматический ретикулум и пластиды. Основанием для подобного предположения стали некоторые приведенные ниже данные.

Терпеноиды токсичны для цитоплазмы собственных клеток, поэтому они накапливаются не в цитоплазме и матриксе органелл, а в межмембранном пространстве оболочки пластид, митохондрий, ядра и в полостях ЭР (Васильев, 1977). В литературе приводятся многочисленные доказательства включения ЭР и лейкопластов в синтез терпеноидов. Пластиды представляют собой место синтеза монотерпенов, что было показано *in vitro* на фракции, обогащенной лейкопластами (Gleizes et al., 1983). Выявлена корреляция между увеличенным количеством лейкопластов в клетках и синтезом монотерпенов, а также между пролиферацией гладкого ЭР и синтезом сесквитерпенов (Cheniclet, Carde, 1985). Предшественником моно- и сесквитерпенов является изопентенилдифосфат, присутствие которого обнаружено в пластидах (McCaskil, Croteau, 1995). Стадия максимального синтеза терпеноидов сопровождается многократным увеличением поверхностной плотности гладкого ЭР в эпителиальных клетках смоляных ходов (Vassilyev, 2000). Относительно пластохинонов и убихинонов есть данные, что эти соединения присутствуют в ЭР, откуда первые впоследствии поступают в хлоропласты, а вторые — в митохондрии (Wanke et al., 2001).

Строение эндоплазматического ретикулума у всех изученных нами представителей сем. *Droseraceae* характеризовалось индивидуальными особенностями. Так, нестимулированным пищеварительным железкам *A. vesiculosa* свойственна упаковка цистерн

гранулярного ЭР в виде стопок, которые разбираются на отдельные элементы после химической стимуляции (Муравник и др., 1995). Такая особенность пространственной организации ЭР обусловлена предварительной подготовкой аппарата белкового синтеза (в данном случае — гидролитических ферментов) к его быстрой активизации сразу после стимуляции. Аналогичные данные были получены для *Drosera rotundifolia* и *D. anglica* (Муравник, 2000). У *Drosophyllum lusitanicum* стопки цистерн не образуются, эндоплазматический ретикулум представлен здесь большим количеством трубочек, пронизывающих всю гиалоплазму, причем к поверхности большей части трубочек прикреплены рибосомы. В пищеварительных железах *Dionaea muscipula* встречаются только цистерны гранулярного ЭР, агранулярные трубочки отсутствуют. Обилие трубчатых элементов ЭР в клетках слизевых железок росолиста и наличие в щупальцах росянки АЭР напоминает картину, которая характерна для терпеноидогенных клеток (Васильев, 1977).

У *Drosera* и *Drosophyllum* лейкопласты окружены ретикулярным футляром либо контактируют с цистернами ЭР. Образование комплекса пластиды-ЭР — обязательное свойство терпеноидогенных клеток большого числа растений (Васильев, 1977; Fahn, 1979; Cheniclet, Carde, 1985; Vassilyev, 2000), отличающее их от клеток, специализированных на синтезе полисахаридов или белков. У *Dionaea* и *Aldrovanda* нет ретикулярных футляров. По-видимому, метаболиты, которые синтезируются в пластидах этих растений, не представляют опасности для цитоплазмы, поэтому нет необходимости в их изоляции мембранами.

Развитие системы внутренних мембран лейкопластов также имеет индивидуальные особенности у всех изученных видов растений. Тилакоиды могут быть одиночными или собранными в группы, напоминать бусинки, нанизанные на нить, или расширяться с образованием крупных полостей, занимающих основной объем органеллы. Прослеживается корреляция между степенью развития внутренней мембранной системы, прежде всего трубчатой формы, и присутствием в головках железок красных пигментов. Так, трубчатый комплекс практически не выявляется в лейкопластах *Aldrovanda*, в клетках которых нет антоцианов и флавоноидов, однако он хорошо выражен у других представителей семейства, где эти пигменты находятся в достаточном количестве. Полученные результаты позволяют предположить, что синтез пигментов происходит на внутренних мембранах органелл. Ранее точка зрения об участии внутренних мембран лейкопластов в синтезе терпеноидов в том случае, когда они образуют специализированную густую сеть трубок, уже была высказана А. Е. Васильевым (1977).

У растений из сем. *Droseraceae* мы обнаружили отрицательную корреляцию между размерами пластид и их числом на срезе клетки. Так, в слизевых железах *Drosophyllum* лейкопласты встречаются чаще, чем у других растений, при этом средний объем одной органеллы оказывается здесь наименьшим. Наоборот, у *Drosera* и *Aldrovanda* пластиды крупнее, чем у *Drosophyllum*, в 3—4 раза, однако частота их встречаемости на срезе клетки во столько же раз меньше. Очевидно, что у большого числа мелких органелл площадь поверхности наружной мембраны лейкопластов достигает больших значений по сравнению с крупными органеллами, а это, в свою очередь, свидетельствует как о более активном транспорте между органеллами и цитозолем, так, возможно, и о большей интенсивности синтетических процессов в оболочке. Из всего сказанного можно сделать вывод, что через оболочку пластид в секреторных клетках железистых волосков росолиста и альдрованды проходит более мощный поток метаболитов, чем в клетках других исследованных видов.

Структурную организацию и регуляцию биосинтеза фенольных соединений и терпеноидов в растительной клетке объединяет многое. В обзоре М. Н. Запрометова (1993) сообщается, что универсальным предшественником не только всех терпеноидов, но также флавоноидов и некоторых нафтохинонов, биосинтез которых осуществляется по ацетатно-малонатному пути, является ацетил-КоА. Предшественником всех хлоропластных терпеноидов и пренилхинонов выступает изопентенилдифосфат (ИПРР), образующийся из ацетил-КоА и попадающий в пластиды из цитоплазмы

(Запрометов, 1993). Перенос пренильного остатка на акцептор, не являющийся терпеноидом, катализируют пренилтрансферазы. ИПРР-изомеразы и пренилтрансферазы, которые способствуют наращиванию терпеноидной цепи, были обнаружены в хлоропластах, хромопластах и лейкопластах, что продемонстрировано в работах с включением метки (Goad, 1983). В ряде публикаций сообщается, что ферменты пренилирования фенольных соединений находятся в микросомальной фракции (см. обзор: Пасешниченко, 1995).

Анализ литературы и наши собственные результаты позволяют высказать предположение, что комплексы пластид с ЭР, характерные для железистых волосков *D. rotundifolia* и *D. lusitanicum*, а также имеющийся в этих клетках АЭР участвуют в синтезе гидрофобных нафтохинонов. Отсутствие АЭР и комплексов ЭР с пластидами в железках у *D. muscipula* и *A. vesiculosa*, по-видимому, обуславливает отсутствие в этих растениях 7-метилглюкона. Поскольку наличие пломбагина у венериной мухоловки и альдрованды не вызывает сомнения, требует дальнейшего выяснения вопрос о локализации его биосинтеза. Возможно, в основе выявленных нами ультраструктурных различий лежит разница в количестве синтезируемых нафтохинонов.

Пластидная строма имеет наибольшую плотность у *Drosophyllum*, достаточно высокую у *Drosera*, неоднородную у *Dionaea* и наименьшую у *Aldrovanda*. Обычно в железках *Drosophyllum* и *Drosera* не только пластиды имеют плотную строму, но также некоторые митохондрии. Мы предполагаем, что высокая плотность основного вещества органелл слизевых железок *Drosophyllum* и железистых волосков *Drosera* объясняется большей концентрацией сахаров, присутствие которых необходимо для синтеза ловчей слизи. В соответствии с данными Ю. В. Гамалея (1998) конденсация органелл, в частности митохондрий, происходит в клетках, где обнаруживается высокая концентрация сахаров в цитозоле.

На синтез полисахаридов в секреторных клетках железок указывает высокая активность аппарата Гольджи. В этом отношении слизевые железки *D. lusitanicum* отличаются от его пищеварительных железок, где после созревания исчезают крупные пузырьки Гольджи, содержащие полисахаридную слизь (Васильев, 2002). Активное состояние аппарата Гольджи, секреция слизи и конденсация митохондрий наблюдаются в железистых волосках *D. anglica*, *D. rotundifolia* (Муравник, 2000) и пищеварительных железках *D. muscipula* (Robins, Juniper, 1980) под влиянием химической стимуляции. В нестимулированных пищеварительных железках *A. vesiculosa* и *D. muscipula* выделения слизи не происходит, концентрация сахаров в цитозоле не так высока, как в слизевых железках росолиста и росянок, и строма лейкопластов и митохондриальный матрикс оказываются светлыми.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-48806).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.
Васильев А. Е. Функциональная ультраструктура пищеварительных железок *Drosophyllum lusitanicum* (Droseraceae). 1. Секреторные клетки до стимуляции. Бот. журн. 2002. Т. 87. № 2. С. 1—18.
Гамалей Ю. В. Фотосинтез и экспорт фотосинтатов. Развитие транспортной системы и донорно-акцепторных отношений // Физиология растений. 1998. Т. 45. Вып. 4. С. 614—631.
Гудвин Т., Мерсер Э. Введение в биохимию растений. М., 1986. Т. 2. 312 с.
Запрометов М. Н. Фенольные соединения. Распространение, метаболизм и функции в растениях. М., 1993. 272 с.
Муравник Л. Е. Влияние стимуляции на ультраструктуру секреторных клеток железистых волосков некоторых представителей рода *Drosera* // Физиология растений. 2000. Т. 47. Вып. 4. С. 614—623.
Муравник Л. Е., Васильев А. Е., Попова Я. Ю. Ультраструктурные аспекты функционирования пищеварительных железок *Aldrovanda vesiculosa* L. // Физиология растений. 1995. Т. 42. Вып. 1. С. 5—13.

Муравник Л. Е., Иванова А. Н. Особенности ультраструктуры секреторных клеток листовых железок у *Droseraceae* в связи с синтезом нафтохинонов. 1. Вакуоли и клеточная оболочка // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 11. С. 16—25.

Пасеичниченко В. А. Регуляция терпеноидного биосинтеза в растениях и его связь с биосинтезом фенольных соединений // Физиология растений. 1995. Т. 42. Вып. 5. С. 787—804.

Adamec L. The biology and cultivation of red Australian *Aldrovanda vesiculosa* // Carnivorous Plant Newsletter. 1999. Vol. 28. N 4. P. 128—132.

Alfenito M. R., Souer E., Goodman C. D. et al. Functional complementation of anthocyanin sequestration in the vacuole by widely divergent glutathione S-transferases // Plant Cell. 1998. Vol. 10. P. 1135—1149.

Budzianowski J. Naphthoquinones of *Drosera spatulata* from *in vitro* cultures // Phytochem. 1995. Vol. 40. N 4. P. 1145—1148.

Budzianowski J. Naphthohydroquinone glucosides of *Drosera rotundifolia* and *D. intermedia* from *in vitro* cultures // Phytochem. 1996. Vol. 42. N 4. P. 1145—1147.

Cheniclet C., Carde J.-P. Presence of leucoplasts in secretory cells and of monoterpenes in the essential oil: a correlative study // Israel J. Bot. 1985. Vol. 34. P. 219—238.

Culham A., Gornall R. J. The taxonomic significance of naphthoquinones in the *Droseraceae* // Biochem. Syst. Ecol. 1994. Vol. 22. P. 507—515.

Deus-Neumann B., Zenk M. H. Accumulation of alkaloids in plant vacuoles does not involve in a ion-trap mechanism // Planta. 1986. Vol. 166. P. 44—53.

Durand R., Zenk M. H. Biosynthesis of plumbagin (5-hydroxy-2-methyl-1,4-naphthoquinone) via the acetate pathway in higher plants // Tetrah. Lett. 1971. Vol. 2. P. 3009—3012.

Durand R., Zenk M. H. The homogentisate ring-cleavage pathway in the biosynthesis of acetate-derived naphthoquinones of the *Droseraceae* // Phytochem. 1974. Vol. 13. P. 1483—1492.

Fahn A. Secretory tissues in plants. London. New York. San Francisco. 1979. 302 p.

Gilchrist A. J., Juniper B. E. An excitable membrane in the stalked glands of *Drosera capensis* L. // Planta. 1974. Vol. 119. N 2. P. 143—147.

Gleizes M., Pauly G., Carde J.-P. et al. Monoterpene hydrocarbon biosynthesis by isolated leucoplasts of *Citrofortunella mitis* // Planta. 1983. Vol. 159. P. 373—381.

Goad L. How is sterol synthesis regulated in higher plants? // Biochem. Soc. Trans. 1983. Vol. 11. N 5. P. 548—552.

Juniper B. E., Robins R. J., Joel D. M. The carnivorous plants. London, 1989. 353 p.

Kolalite M. R. Comparative analysis of ultrastructure of glandular trichomes in two *Nepeta cataria* chemotypes (*N. cataria* and *N. cataria* var. *citriodora*) // Nord. J. Bot. 1998. Vol. 18. N 5. P. 589—598.

McCaskil D. M., Croteau R. Monoterpene and sesquiterpene biosynthesis in glandular trichomes of peppermint (*Mentha × piperita*) rely exclusively on plastid-derived isopentenyl diphosphate // Planta. 1995. Vol. 197. N 1. P. 49—56.

Markham K. R., Ryana K. G., Gould B. K. S., Rickard S. G. K. // Cell wall sited flavonoids in *Lisianthus* flower petals // Phytochem. 2000. Vol. 54. N 7. P. 681—687.

Mol J., Grotewold E., Koes R. How genes paint flowers and seeds // Trends in Plant Science. 1998. Vol. 3. N 6. P. 212—217.

Robins R. J., Juniper B. E. The secretory cycle of *Dionaea muscipula* Ellis. I. The fine structure and the effect of stimulation on the fine structure of the digestive gland cells // New Phytol. 1980. Vol. 86. N 3. P. 279—296.

Vassilyev A. E. Quantitative ultrastructural data of secretory duct epithelial cells in *Rhus toxicodendron* // Int. J. Plant Sci. 2000. Vol. 161. N 4. P. 615—630.

Wanke M., Swiezewska E., Dallner G. Cell-free sorting of plastoquinone and ubiquinone in spinach cells // Plant Physiol. Biochem. 2001. Vol. 39. N 6. P. 467—472.

Wiermann R. Secondary plant products and cell and tissue differentiation // The biochemistry of plants. New York, 1981. Vol. 7. P. 85—116.

Wink M. The plant vacuole: a multifunctional compartment // J. Exp. Bot. 1993. Vol. 44 (Suppl.). P. 231—246.

Zenk M. H., Furbringer M., Steglich W. Occurrence and distribution of 7-methyljuglone and plumbagin in the *Droseraceae* // Phytochem. 1969. Vol. 8. P. 2199—2200.

SUMMARY

This investigation pursues leaf gland ultrastructure study in four *Droseraceae* species (*Drosophyllum lusitanicum* L., *Dionaea muscipula* Ellis, *Drosera rotundifolia* L. and *Aldrovanda vesiculosa* L.) in relation to naphthoquinone synthesis. Secretory cell organelles, particularly endoplasmic reticulum and plastids are discussed now. Smooth tubules of endoplasmic reticulum as well as complexes of plastids and endoplasmic reticulum are peculiar to secretory cells in *D. lusitanicum* and *D. rotundifolia*. There are no smooth tubules and cisterns of endoplasmic reticulum near *D. muscipula* and *A. vesiculosa* plastids. It was suggested that formation of contacts of plastid envelope with endoplasmic reticulum had been connected with 7-methyljuglone synthesis. Dimensions, areas, volumes and volume densities of organelles were detected. Unique set of ultrastructural features of plastids is characteristic to every plant species. The negative relation exists between plastid

dimensions and their number per cell section. Since ratio of surface area of plastid to its volume in *D. lusitanicum* and *D. muscipula* is higher than in *D. rotundifolia* and *A. vesiculosa* one can conclude that transport and possibly synthesis are more intensive in plastid envelope of these plants.

© М. Ю. Телятников

СРАВНЕНИЕ ШИРОТНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ЦЕНОФЛОРЫ ОСОКОВО-ГИЛОКОМИЕВЫХ ТУНДР ЯМАЛА И ТАЙМЫРА

M. Yu. TELYATNIKOV. COMPARISON OF LATITUDINAL ELEMENTS OF CAREX-HYLOCOMIUM MOSS
TUNDRA COENOFLORAS OF YAMAL AND TAYMYR

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс: (3832)30-19-89
E-mail: root@botgard.nsk.su
Поступила 24.11.1999

Приводятся результаты сравнения ценофлор плакорных сообществ подзон южных, типичных и арктических тундр п-овов Ямал и Таймыр. В качестве плакорных сообществ рассмотрены осоково-гилокомиевые тундры. Сравнение сходства показателей парциальной активности и видового богатства широтных элементов этих ценофлор показало, что существующие схемы широтной зональности Арктики хорошо отражают зональность Западно-Сибирского и не в полной мере — Центрально-Сибирского сектора.

Ключевые слова: Арктика, Ямал, Таймыр, ценофлора, видовое богатство, парциальная активность, широтные элементы, подзоны тундр.

Одним из ключевых признаков зонального деления Арктики является состав и структура плакорных сообществ (Александрова, 1971). При выделении подзон привлекаются и дополнительные признаки, в том числе широтные элементы ядра флоры (Александрова, 1977). Так, для подобласти (или подзоны) арктических тундр характерно повсеместное преобладание арктического, арктоальпийского и заметное снижение гипоарктического и в особенности бореального элементов флоры. Для подобласти субарктических (или подзоны южных и типичных) тундр — доминирование гипоарктических видов в плакорных сообществах и значительное участие в растительном покрове бореального элемента флоры. Исходя из этого приведено сравнение ценофлор плакорных сообществ 3 аналогичных подзон тундры п-овов Ямал и Таймыр. В качестве плакорных сообществ рассмотрены осоково-гилокомиевые тундры.

Материалы и методика

На п-ове Ямал было сделано 172 геоботанических описания сообществ осоково-гилокомиевых тундр, из них в подзоне южных — 89, типичных — 60, в арктических тундрах — 23. Для п-ова Таймыр нами были привлечены геоботанические описания, опубликованные Н. В. Матвеевой (Matveyeva, 1994). Для характеристики южных тундр Таймыра использовано 5, типичных — 36 и арктических — 10 описаний. Ценофлоры осоково-гилокомиевых тундр сравнивались в 3 аналогичных подзонах по парциальной активности и видовому богатству широтных элементов анализируемых ценофлор. Видовое богатство определялось числом видов, входящих в определенную географическую группу. Для расчета показателя парциальной активности конкретной географической группы в ценофлоре использовали формулу нахождения среднего геометрического для одного описания:

$$R = \sqrt{AB/N},$$

где A — сумма покрытий видов географической группы ценофлоры, B — встречаемость видов географической группы ценофлоры, N — число описаний.

Для выявления зависимости парциальной активности видов от их количества задавались классовые интервалы географическим элементам как по видовому богатству, так и по активности видов. Классовый интервал вычислялся по формуле Г. Н. Зайцева (1990):

$$C = (X_n - X_1) / k,$$

где C — классовый интервал; X_n — максимальное значение парциальной активности или числа видов; X_1 — минимальное значение; k — количество выделенных широтных географических групп. Далее ранжировали классы в порядке убывания показателей парциальной активности и числа видов. Сравнивая классы количества видов и парциальной активности одной и той же географической группы, выяснили, насколько они совпали.

Широтные элементы приведены согласно «Арктической флоре СССР» (1960—1987), фракции широтных элементов — по О. В. Ребристой (1998). В арктическую фракцию входят: арктический, арктоальпийский, метаарктический; в гипоарктическую — гипоарктический и гипоаркто-монтанный; в бореальную — арктобореальный, арктобореально-монтанный и бореальный широтные элементы.

Результаты и обсуждение

Сообщества осоково-гилокомиевых тундр широко распространены в тундровой зоне и приурочены к водораздельным полого выпуклым и выложенным участкам, с достаточным увлажнением и средним или заметно ослабленным дренажем. Грунты супесчаные или глинистые. В сообществах преобладают мхи, покрытие которых достигает 70 %. Из них наиболее обильны *Hylocomium splendens* var. *alascanum*,¹ *Thomentypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*, *Dicranum elongatum*, *Polytrichum strictum*. Сосудистые растения (покрытием около 25—40 %) представлены *Carex arctisibirica*, *Vaccinium minus*, *V. uliginosum*, *Eriophorum vaginatum*, *Arctagrostis latifolia*, *Pedicularis lapponica* и др. Малоактивны лишайники (с покрытием около 5—20 %), из них преобладают *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetraria laevigata*, *Peltigera rufescens*, *Ochrolechia frigida*. Число видов сосудистых растений в южных тундрах колеблется от 102 на Ямале до 66 на Таймыре, в арктических тундрах обоих полуостровов отмечено 43—44 вида.

Сравнение широтных географических групп ценофлор осоково-гилокомиевых тундр подзоны южных тундр Ямала и Таймыра (рис. 1, А; 2, А) показало преобладание на п-ове Ямал как по активности, так и по видовому богатству гипоарктической группы видов (рис. 1, А), в которой наиболее активны *Vaccinium minus*, *Salix glauca*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Empetrum subholarcticum* и др. Менее представлены бореальная и арктоальпийская группы видов, у которых высокое видовое богатство, но заметно ниже парциальная активность. Из бореальных видов преобладают *Festuca ovina*, *Rubus arcticus*, *Salix phylicifolia*, *Calamagrostis neglecta*, *Andromeda polifolia*, из арктоальпийских — *Bistorta vivipara*, *Arctagrostis latifolia* (рис. 1, А). На п-ове Таймыр в аналогичной подзоне по видовому богатству и активности доминируют гипоарктическая, метаарктическая и арктоальпийская группы видов. Из гипоарктических видов наиболее активны *Salix pulchra*, *Epilobium davuricum*, *Vaccinium minus*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Ledum decumbens*, из метаарктических — *Carex arctisibirica*, *Minuartia rubella*, *Cassiope tetragona*,

¹ Названия сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову (1995) и отчасти по «Арктической флоре СССР» (1960—1987). Лишайники — по М. П. Андрееву, Ю. Р. Котлову, И. И. Макаровой (Andreev et al., 1996), мхи — по М. С. Игнатову, О. М. Афонинной (1992).

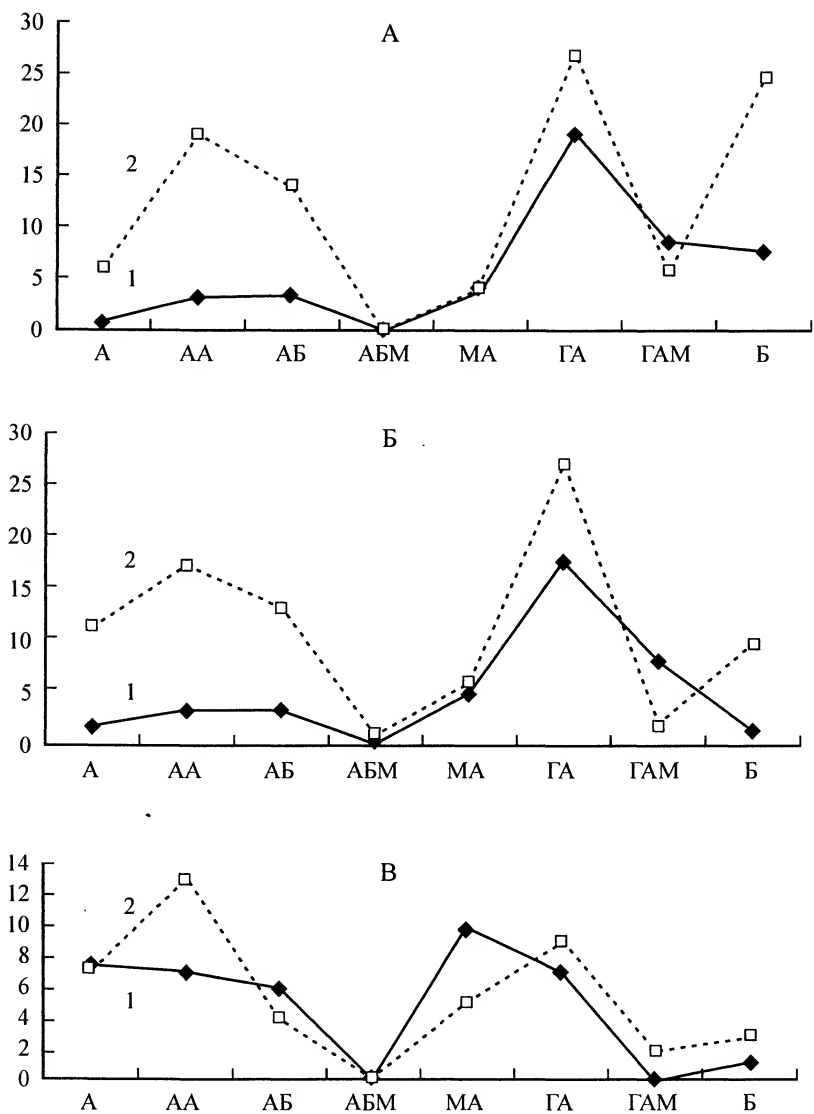


Рис. 1. Графики спектров широтных элементов ценофлоры осоково-гилокоминовых тундр Ямала.

1 — парциальная активность (абсолютная величина), 2 — видовое богатство (число видов). Подзоны тундр: А — южных, Б — типичных, В — арктических. По осям ординат — величины парциальной активности (абсолютные величины) и видового богатства (число видов); по осям абсцисс — широтные элементы ценофлор (А — арктический, АА — арктоальпийский, АБ — арктобореальный, АБМ — арктобореально-монтанный, Б — бореальный, ГА — гипоарктический, ГАМ — гипоаркто-монтанный, МА — метаарктический).

Koeleria asiatica, *Pedicularis capitata*, *Lagotis minor*, из арктоальпийских — *Dryas punctata*, *Endocellion sibiricum*, *Tofieldia coccinea*, *Juncus triglumis*, *Bistorta elliptica*. Наряду с гипоарктическими видами на Ямале большую роль играют бореальные и арктоальпийские, а на п-ове Таймыр — метаарктические и арктоальпийские, очень мала роль бореальных видов.

Таким образом, на Ямале в южных тундрах преобладают гипоарктическая и бореальная фракции широтных элементов, на Таймыре — арктическая и в меньшей степени гипоарктическая фракции (см. таблицу), т. е. ценофлора осоково-гилокоминовых тундр Ямала имеет бореально-гипоарктические, а Таймыра — гипоарктическо-арктические черты.

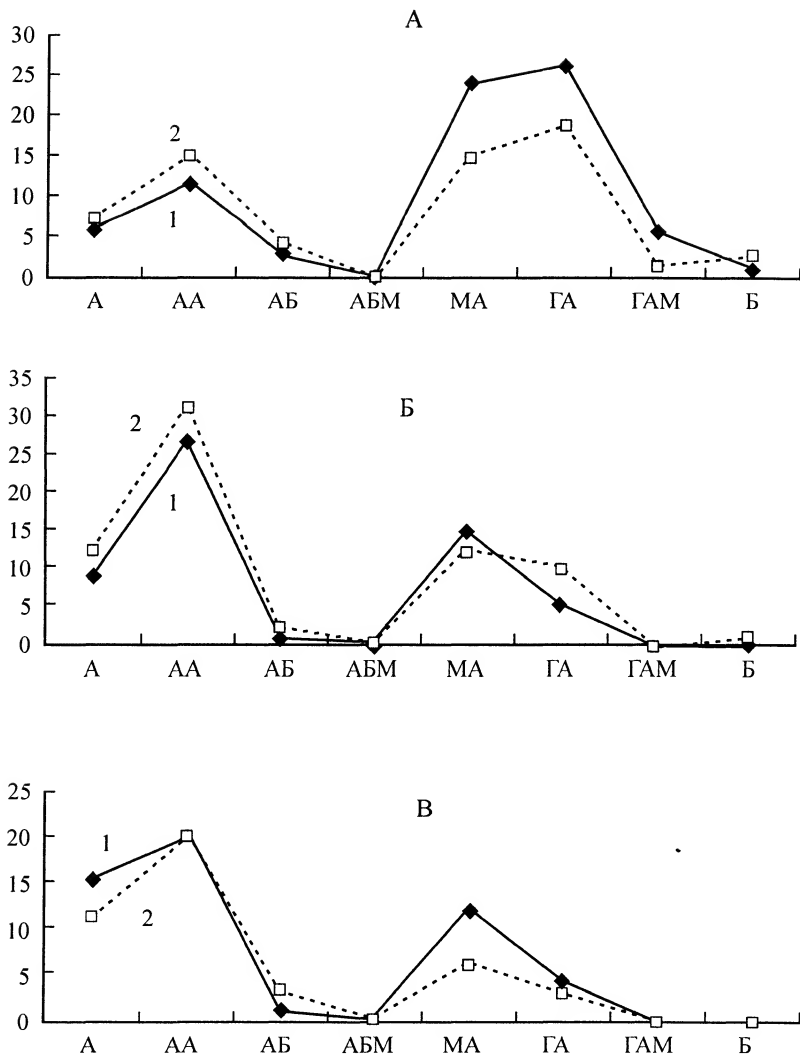


Рис. 2. Графики спектров широтных элементов ценофлоры осоково-гилокомиевых тундр Таймыра. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Сравнение широтных географических групп подзоны типичных тундр Таймыра и Ямала (рис. 1, Б; 2, Б) показало, что на Ямале по видовому богатству и парциальной активности преобладает гипоарктическая группа видов. Она представлена *Vaccinium minus*, *Salix glauca*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Salix lanata*, *Pedicularis lapponica*. У арктоальпийской и арктобореальной групп показатель видового богатства достаточно высокий, парциальной активности — относительно низкий. Из арктоальпийских видов характерны *Bistorta vivipara*, *Arctagrostis latifolia*, *Hierochloë alpina*, *Salix nummularia*, из арктобореальных — *Petasites frigidus*, *Eriophorum polystachion*, *E. vaginatum*, *Ranunculus lapponicus*. На Таймыре по обоим показателям выделяются арктоальпийская, метаарктическая и арктическая группы видов. Арктоальпийские виды представлены *Dryas punctata*, *Saxifraga spinulosa*, *S. hieracifolia*, *S. cernua*, *Endocellion sibiricum*, *Minuartia arctica*, *Cardamine bellidifolia*, *Luzula confusa*, *Tephrosieris heterophylla*, *Eutrema edwardsii*, метаарктические — *Carex arctisibirica*, *Salix polaris*, *Draba pauciflora*, *Astragalus umbellatus*, *Luzula tundricola*, *Saussurea tilesii*, *Acomastylis glacialis*, *Saxifraga nelsoniana*, арктические — *Sagina intermedia*, *Rumex*

Активность (А) и видовое богатство (Б) фракций широтных элементов ценофлор моховых тундр п-овов Ямал и Таймыр по подзонам растительности

Полуостров	Фракции					
	арктическая		гипоарктическая		бореальная	
	А	Б	А	Б	А	Б
Подзона южных тундр						
Ямал	7.9	29	28.22	34	11.3	39
Таймыр	42.01	38	32.55	21	4.4	7
Подзона типичных тундр						
Ямал	9.47	34	25.2	29	4.93	24
Таймыр	51.1	56	5.4	10	0.84	3
Подзона арктических тундр						
Ямал	24	25	7.72	11	7.2	7
Таймыр	48	38	4.2	3	1	3

pseudoxymia, *Poa arctica*. Если на Ямале в типичных тундрах сильны позиции гипоарктических и арктобореальных видов, то на Таймыре в аналогичной подзоне преобладают арктоальпийские, при участии метаарктических и арктических видов.

Таким образом, в типичных тундрах доминируют на Ямале гипоарктическая и арктическая фракции широтных элементов, на Таймыре — арктическая, заметно меньше гипоарктическая фракция (см. таблицу), т. е. ценофлора осоково-гилокомиевых тундр Ямала имеет арктическо-гипоарктические, а Таймыра — арктические черты.

Сравнение широтных географических групп подзоны арктических тундр Ямала и Таймыра (рис. 1, В; 2, В) показало преобладание на Ямале по видовому богатству и парциальной активности арктоальпийской, гипоарктической и арктической групп видов. Из арктоальпийских видов доминируют *Bistorta vivipara*, *Tephrosia atropurpurea*, *Luzula confusa*, *Arctagrostis latifolia*, *Saxifraga hieracifolia*, *S. cernua*, *S. foliolosa*, из гипоарктических — *Salix pulchra*, *Valeriana capitata*, *Polemonium acutiflorum*, из арктических — *Salix reptans*, *Poa arctica*, *Alopecurus alpinus*, *Phippisia concinna*. На Таймыре по обоим показателям преобладают арктоальпийские, арктические и метаарктические виды. Арктоальпийские виды представлены *Cardamine bellidifolia*, *Luzula confusa*, *Saxifraga cernua*, *Draba fladnizensis*, *D. oblongata*, *Festuca brachyphylla*, *Arctagrostis latifolia*, арктические — *Cerastium bialynickii*, *Draba pauciflora*, *D. lactea*, метаарктические — *Salix arctica*, *Luzula nivalis*.

При господстве арктоальпийских видов в сообществах ценофлоры осоково-гилокомиевых тундр подзоны арктических тундр на Ямале гипоарктические виды играют еще заметную роль, на Таймыре участие этих видов минимально, но сильны позиции метаарктических видов.

На Ямале преобладают арктическая и в меньшей степени гипоарктическая фракции широтных элементов, на Таймыре — арктическая (см. таблицу). Таким образом, ценофлора осоково-гилокомиевых тундр Ямала имеет гипоаркто-арктические, а Таймыра — арктические черты.

Надо заметить, что спектры широтных элементов видов в типичных и южных тундрах (рис. 1, А, Б) на Ямале очень близки как по парциальной активности, так и по видовому богатству, и в то же время сильно отличаются от спектра широтных элементов в арктических тундрах (рис. 1, В). Для п-ова Таймыр близки спектры широтных элементов типичных и арктических тундр (рис. 2, Б, В) и существенно отличаются от спектра южных тундр (рис. 2, А).

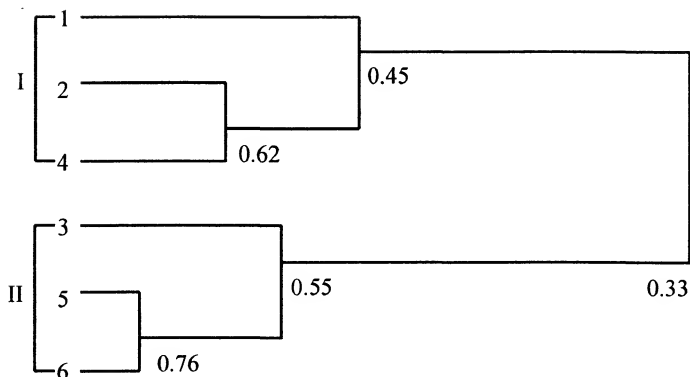


Рис. 3. Дендрограмма сходства широтных элементов ценофлор осоково-гилокомиевых тундр Ямала и Таймыра по показателю парциальной активности.

I и II — кластеры ценофлор на уровне сходства 0.46. Ценофлоры осоково-гилокомиевых тундр Ямала по подзонам: 1 — южных тундр, 2 — типичных тундр, 3 — арктических тундр. Ценофлоры осоково-гилокомиевых тундр Таймыра по подзонам: 4 — южных тундр, 5 — типичных тундр, 6 — арктических тундр.

Таким образом, при сравнении ценофлоры осоково-гилокомиевых тундр по 3 аналогичным подзонам п-овов Ямал и Таймыр выявляется несоответствие в них преобладающих широтных географических групп видов.

При помощи метода кластерного анализа (Олдендерфер, Блэшфилд, 1989) была построена дендрограмма сходства широтных элементов ценофлор осоково-гилокомиевых тундр Ямала и Таймыра в каждой из подзон (рис. 3) по показателю парциальной активности, подсчитанной по формуле корреляции (Зайцев, 1990). В кластер I на уровне сходства 0.62 объединились ценофлоры южных тундр Таймыра и типичных тундр Ямала — на обоих полуостровах преобладают гипоарктическая и арктическая фракции. В этот же кластер, но на меньшем уровне сходства 0.45 попала ценофлора южных тундр Ямала. В кластер II на уровне сходства 0.76 объединились ценофлоры подзон арктических и типичных тундр Таймыра, в обеих ценофлорах преобладает арктическая фракция. В этот же кластер, но на меньшем уровне сходства 0.55 попала ценофлора арктических тундр Ямала. Таким образом, наибольшее сходство наблюдается между типичными тундрами Ямала и южными тундрами Таймыра, а также между арктическими тундрами Ямала и ими же, и типичными тундрами Таймыра. Южные тундры Ямала не имеют своих аналогов на Таймыре.

Континентальность существенно возрастает по направлению от Ямала к Таймыру, где более холодные зимы и более теплое, но короткое лето, при приблизительно равном количестве годовых осадков (Атлас СССР, 1986). Таймыр находится под влиянием двух разных климатов — атлантического циклонального и североазиатского антициклонального и отличается умеренно-континентальным климатом на западе и континентальным — на востоке. П-ов Ямал, находящийся под влиянием Атлантики, отличается умеренно-влажным климатом.

На Ямале изотермы января располагаются с севера на юг (долготное направление), в результате на севере Ямала (пос. Тамбей) и его юге (Салехард) устанавливается одна и та же температура (Атлас СССР, 1986). На Таймыре изотермы января располагаются с запада на восток (широтное направление) и температура возрастает не с севера на юг, а с юга на север (зимняя широтная инверсия температур), т. е. на юге Таймыра зимой существенно холоднее. Поэтому соответственно дальше на юг распространяется зона мерзлоты, растет ее мощность. За мерзлотой на юг «устраиваются» криофиты. Горное обрамление Таймыра с юга способствует усилению мерзлоты и обогащению этих территорий тундровыми видами (на много сотен километров укорачиваются пути миграции тундровых видов). В этом, на наш взгляд, просматривается аналогия с горными системами континентальных секторов гор Сибири, когда зимние инверсии температур способствуют проникновению тундровых

видов вниз по профилю вслед за снижающейся мерзлотой (Сочава, 1980; Седельников, 1988).

Таким образом, наибольшее соответствие широтных групп ценофлоры осоково-гилокомиевых тундр наблюдается, когда сравниваются ценофлоры не аналогичных подзон, а со сдвигом на Таймыре на одну подзону севернее. Эти данные согласуются с климатическим районированием, проведенным по классификации Б. П. Алисова (Атлас СССР, 1986). Исходя из них арктические тундры Ямала вместе с арктическими и типичными тундрами Таймыра относятся к арктическому поясу атлантической области, а типичные и южные тундры Ямала, а также южные тундры Таймыра относятся к субарктическому поясу атлантической (Ямал) и сибирской (Таймыр) областей.

Совпадение графиков парциальной активности и видового богатства широтных элементов ценофлоры осоково-гилокомиевых тундр (рис. 2, А—В) для 3 подзон Таймыра и несовпадение этих же показателей для Ямала (рис. 1, А—В) связано, по нашему мнению, как с разными климатами этих районов, так и с разной историей их формирования в прошлом. Наступление последнего потепления на Ямале фиксируется 1.5—2 тыс. л. н., в то время как на Таймыре — 4.7 тыс. л. н. (Климатический..., 1991), т. е. на Таймыре субатлантический период (период послеголоценового термического максимума — относительно спокойный в отношении глобальных изменений) был продолжительнее, чем на Ямале. Поэтому на Таймыре наблюдается относительное соответствие величины активности широтных групп видов ценофлор их видовому богатству. Для Ямала, где период послеголоценового термического максимума наступил значительно позже — 1.5—2 тыс. л. н., соотношение широтных групп по показателям активности и видовому богатству сильно диссонирует.

Относительно большое видовое богатство при низкой активности бореальной, арктобореальной, арктической и арктоальпийской групп видов ценофлоры осоково-гилокомиевых тундр Ямала (рис. 1, А, Б), на наш взгляд, вызвано наступлением бореальной флоры в термический максимум голоцена на территорию п-ова Ямал (для бореальной и арктобореальной групп видов) и продвижением тундровых видов в суббореальный холодный период голоцена на юг, когда происходило смещение границы леса и тундры в том же направлении (арктической и арктоальпийской).

Заключение

Предложенные В. Д. Александровой (1977) критерии и схемы подзонального деления растительности отражают зональность Западно-Сибирского сектора Арктики и не в полной мере — Центрально-Сибирского сектора. Сравнение широтных групп ценофлор осоково-гилокомиевых тундр в аналогичных подзонах п-вов Ямал и Таймыр показало их несоответствие.

Большее соответствие наблюдается при сравнении ценофлор не аналогичных подзон, а со смещением на Таймыре на одну подзону южнее, когда подзона южных тундр Таймыра сравнивается с подзоной типичных тундр Ямала, подзона типичных и арктических тундр Таймыра — с арктическими тундрами Ямала. Данная схема хорошо укладывается в климатическое районирование Б. П. Алисова (Атлас СССР, 1986).

Благодарности

Автор выражает свою признательность рецензентам за высказанные при просмотре рукописи ценные замечания.

- Александрова В. Д. Принципы зонального деления растительности Арктики // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 1. С. 3—21.
- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 189 с.
- Арктическая флора СССР. Л., 1960—1987. Т. 1—10.
- Атлас СССР. М., 1986. 260 с.
- Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной ботанике. М., 1990. 296 с.
- Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // *Arctoa*. 1992. Т. 1. № 1—2. С. 1—85.
- Климатический режим Арктики на рубеже XX и XXI вв. СПб., 1991. 196 с.
- Олдендерфер М. С., Блэшифилд Р. К. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М., 1989. 214 с.
- Ребристая О. В. Анализ северных пределов распространения растений Ямала (на уровне ценофлор) // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики: Матер. IV рабочего совещания по сравнительной флористике (Березинский заповедник, 1993). СПб., 1998. С. 158—172.
- Седельников В. П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1988. 221 с.
- Сочава В. Б. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск, 1980. 255 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.
- Andreev M., Kotlov Yu., Makarova I. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // *The Bryologist*. 1996. Vol. 99. P. 137—169.
- Matveyeva N. V. Floristic classification and ecology of tundra vegetation of the Taymyr Peninsula, northern Siberia // *J. Veg. Sci.* 1994. Vol. 5. N 6. P. 813—838.

SUMMARY

The results of comparison of watershed communities of tundra subzones of Yamal Peninsula analogous to those of Taymyr Peninsula are given. The coenofloras of *Carex-Hylocomium* moss tundras were considered as watershed communities. The comparison was made on the similarity of the indices of activity and species abundance of latitudinal elements of these coenofloras. It has shown that the existing schemes of latitudinal subzonality of the Arctic vegetation reflect only the latitudinal subzonality of Western Siberian sector and do not reveal that of Central Siberian sector.

During the Subatlantic phase of Holocene (1.5—2 thousand years) on Yamal, reorganization of structure of coenoflora geographical elements on parameters of activity and species richness was not yet finished. On Taymyr it was already finished as a result of its greater duration (about 4.7 thousand years).

УДК 581.526.33

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 1

© В. А. Смагин

О СУКЦЕССИЯХ ПРИ ОБРАЗОВАНИИ И РАЗВИТИИ БОЛОТ НА МЕСТЕ МАЛЫХ ОЗЕР (ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

V. A. SMAGIN. ON SUCCESSIONS DURING FORMATION AND DEVELOPMENT OF MIRES IN PLACES OF SHALLOW LAKES (LENINGRADSKAYA REGION)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 26.03.2001

Спустя 20 лет автор повторно провел описание растительности заболачивающихся и полностью заболоченных Сокольих озер, расположенных во Всеволожском р-не Ленинградской обл. Изменения растительности конкретных малых озер рассмотрены на общем фоне трансформации окружающего ландшафта — приозерной низменности, занятой болотами и заболоченными сосново-березовыми лесами, перемежаемых бывшими береговыми валами-гривами, поросшими сосновым лесом.

Ключевые слова: Соколье озера, юго-западное Приладожье, заболачивание, сукцессии.

На современной карте Всеволожского р-на в 10 км к северу от ж.-д. станции Рахья бросается в глаза вытянутое вдоль русла р. Морья скопление синих многоугольников неправильной формы. На листе карты № 39 «Атласа Карельского перешейка» (М. 1 : 100 000) обозначено — озера Соколы. Но данным водоемам присвоили чужое название действительно бывших в южной части обширного Соколье болота небольших мелких первичных болотных озер, хорошо видных на топографической карте 1938 г. (М. 1 : 50 000). Их там отмечено 3. К настоящему моменту в качестве озера сохранилось только одно. Именно оно обозначено на карте последним в группе водоемов с восточной стороны. Остальные синие фигурки на карте — это рукотворные водоемы, карьеры, образовавшиеся при выработке торфа способом «большой гидроторф» в юго-западной части Соколье болота. Остальная, большая часть его южной половины, выработана фрезерным способом, оставлявшим после себя ровные пространства, послужившие в дальнейшем для создания земельных полей орошения и запахивания гиганту агропромышленной индустрии 1980-х годов свиноводческому комплексу «Спутник». Ныне уже нет Ириновского торфопредприятия (на территории функционирования которого можно наблюдать весь спектр ландшафтов, образующихся на месте болот после выработки торфа, добыча велась здесь разными способами, начиная с конца XIX в.), едва ли существует «Спутник», остался лишь измененный человеком ландшафт, и остались в памяти географические названия, которые иногда по «наследству» переходят от исчезнувших их носителей к появившимся вблизи тех мест новообразованиям. Соколы озера исчезли, а их название присвоили торфяным карьерам. Северная же половина болота Соколье сохранилась, и на северо-восточном краю ее располагается оз. Воляярви, практически лишенное растительности.

Заболачивающиеся вследствие антропогенного воздействия Соколы озера были одними из главных объектов исследования автора при выполнении темы кандидатской диссертации «Смены растительности при зарастании мелких водоемов под влиянием антропогенного фактора». Их растительность была детально описана в 1981 и 1983 гг. Тогда при изучении динамики растительности были использованы в основном косвенные методы (Александрова, 1964), из прямых — только изучение растительных остатков в образующемся торфе и очесе. Для непосредственного наблюдения за ходом смен растительности трехлетний срок было мало. Тем не менее их удалось проследить на Соколье озере № 1. Осенью 1981 г. было проведено углубление осушительной сети на близлежащей территории, в результате чего уровень воды в озере снизился еще на 0.2 м, и к 1983 г. произошли заметные изменения в составе растительности и в занимаемой ею площади. (Смагин, 1984). На исходе полевого сезона 1999 г. автор осуществил повторное обследование растительности так называемых Соколых озер. За 16—18 лет произошли, как и ожидалось, заметные изменения в растительности.

Оз. Соколье № 1

Визуально на большом плесе озера (рис. 1) увеличилась площадь, занятая полосой растительности, протянувшейся параллельно восточному берегу, и произошла смена доминантов. Внешний аспект создает *Carex rostrata*,¹ бывший монодоминант *Equisetum fluviatile* если и присутствует, то мало заметен. Произошло дальнейшее расширение славин. Растительность при этом стала менее мозаичной, более однообразной (рис. 2). Глубоко врезанный залив в юго-западной части полностью покрылся болотной растительностью. В его внутренней части, откуда отходит ныне пересохший осушительный канал, на месте ранее занятом ивово-вейниково-белокрыльниково-сфагновым сообществом, образовался молодой, разреженный вейниково-сабельниково-сфагновый березняк (табл. 1). Большую часть площади покрывает

¹ Латинские названия видов приводятся по С. К. Черепанову (1995).

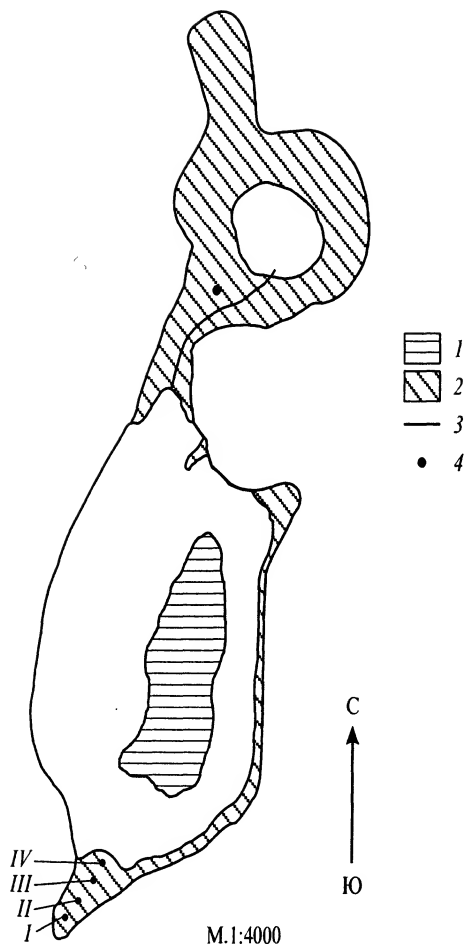


Рис. 1. Оз. Соколье № 1.

1 — заросли гелофитов, 2 — сплавина, 3 — ручей, 4 — места описаний (наблюдений за сукцессиями). Римскими цифрами указаны места обитаний.

сообщество асс. *Comaro-Caricetum rostratae sphagnetosum riparii*, сменившее рогозово-осоково-гипновую растительность и осоково-гипновую, относящуюся к другой субассоциации той же ассоциации — *warnstorfietyosum exannulati* (табл. 2, 3). Сообщество последней сместилось в сторону озера, сменив рогозово-кубышково-гипновую растительность (табл. 4).

Вдоль почти всего восточного берега озера тянется узкая сплавина (в 1981 г. отсутствующая) с однообразной растительностью (*Comaro-Caricetum rostratae warnstorfietyosum exannulati*), лишь в южной части, примыкающей к выше описанному заливу с полосой сфагнового ковра вдоль берега. В северо-восточной части имеется небольшая, узкая, языкообразная сплавина вытянутая перпендикулярно берегу. Можно предположить, что основой для нее послужили упавшие в озеро деревья. На перемычке между плесами озера, в центре сплавины, 18 лет назад представляющей собой ковер, покрытый мезотрофной осоково-вахтово-клюквенно-сфагновой растительностью (*Caricetum rostratae sphagnetosum obtusi*), образовался кочкарно-ковровый комплекс, имеющий олигомезотрофный характер (табл. 5). На ковре, занимающем 70 % площади комплекса, сменился доминант мохового яруса, им стал *Sphagnum balticum*, в травяном ярусе появился *Scheuchzeria palustris*. На кочках высотой до

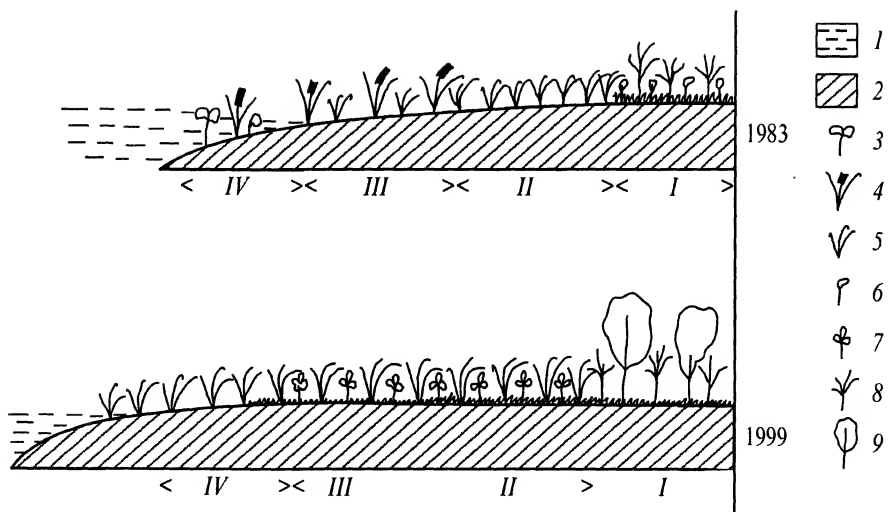


Рис. 2. Сукцессии растительности в юго-западной части оз. Соколье № 1.

I — пространственно-динамический ряд растительности в 1983 г., II — пространственно-динамический ряд растительности в 1999 г. 1 — вода, 2 — торф, 3 — *Nuphar lutea*, 4 — *Typha latifolia*, 5 — *Carex rostrata*, 6 — *Calla palustris*, 7 — *Comarum palustre*, 8 — *Salix* sp., 9 — *Betula pubescens*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

0.4 м обилие подрост сосны, в травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Chamaedaphne calyculata*, в моховом — заметны *Sphagnum magellanicum* и *S. fuscum*. Все это указывает на то, что дальнейший ряд сукцессий пойдет в сторону образования растительности верхового болота. Сплавина надвинулась на малый плес озера, площадь открытой поверхности воды уменьшилась.

ТАБЛИЦА 1

Сукцессионный ряд на сплавинах оз. Соколье № 1
(большой плес, залив, участок I)

Виды	Годы		
	1981	1983	1999
<i>Betula pubescens</i>	(1.5 м) 1	5	(2.5—4 м) 10
<i>Calamagrostis canescens</i>	15	25	35
<i>Comarum palustre</i>	30	15	20
<i>Oxycoccus palustris</i>	5	15	8
<i>Sphagnum angustifolium</i>	90	95	90
<i>Salix cinerea</i>	10	12	—
<i>Calla palustris</i>	40	15	—
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	10	—	—
<i>Carex cinerea</i>	3	10	—
<i>Eriophorum polystachion</i>	—	—	1
<i>Dryopteris cristata</i>	—	—	+
<i>Polytrichum commune</i>	—	—	8
Всего видов	9	8	8

Примечание. В табл. 1—12 арабские цифры — проективное покрытие, «+» — проективное покрытие меньше 1 %, «—» — отсутствие вида.

ТАБЛИЦА 2

Сукцессионный ряд на сплавинах оз. Соколье № 1
(большой плес, залив, участок II)

Виды	Годы		
	1981	1983	1999
<i>Carex rostrata</i>	25	45	35
<i>Warnstorfia exannulata</i>	40	75	25
<i>Equisetum fluviatile</i>	3	5	1
<i>Salix cinerea</i>	15	15	—
<i>Eleocharis palustris</i>	25	—	—
<i>Lemna minor</i>	15	—	—
<i>Calla palustris</i>	—	1	—
<i>Typha latifolia</i>	5	—	+
<i>Comarum palustre</i>	—	1	25
<i>Eriophorum polystachion</i>	—	+	1
<i>Thyselium palustre</i>	—	—	1
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	—	—	3
<i>Sphagnum riparium</i>	—	—	50
<i>S. fimbriatum</i>	—	—	10
<i>S. squarrosum</i>	—	—	5
Всего видов	7	7	10

ТАБЛИЦА 3

Сукцессионный ряд на сплавинах оз. Соколье № 1
(большой плес, залив, участок III)

Виды	Годы		
	1981	1983	1999
<i>Carex rostrata</i>	10	40	35
<i>Warnstorfia exannulata</i>	40	40	25
<i>Typha latifolia</i>	5	5	+
<i>Equisetum fluviatile</i>	1	8	1
<i>Nuphar lutea</i>	10	15	—
<i>Lemna minor</i>	15	3	—
<i>Eleocharis palustris</i>	40	—	—
<i>Sparganium erectum</i>	3	—	—
<i>Salix cinerea</i>	1	—	—
<i>Scirpus sylvaticum</i>	3	—	—
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	1	—	3
<i>Comarum palustre</i>	—	—	25
<i>Eriophorum polystachion</i>	—	—	1
<i>Thyselium palustre</i>	—	—	1
<i>Sphagnum riparium</i>	—	—	50
<i>S. fimbriatum</i>	—	—	10
<i>S. squarrosum</i>	—	—	5
Всего видов	11	6	11

ТАБЛИЦА 4

Сукцессионный ряд на сплавинах оз. Соколье № 1
(большой плес, залив, участок IV)

Виды	Годы		
	1981	1983	1999
<i>Typha latifolia</i>	—	15	2
<i>Nuphar lutea</i>	—	10	—
<i>Carex rostrata</i>	—	5	25
<i>Equisetum fluviatile</i>	—	+	1
<i>Warnstorfia exannulata</i>	—	30	80
<i>Betula pubescens</i>	—	—	+ (0.7 м)
<i>Comarum palustre</i>	—	—	25
<i>Naumburgia thyrsoiflora</i>	—	—	5
<i>Thyselium palustre</i>	—	—	2
<i>Galium palustre</i>	—	—	1
Всего видов	—	5	9

ТАБЛИЦА 5

Сукцессионный ряд на сплавине между плесами
оз. Соколье № 1

Виды	Годы		
	1981	1999	
		ковры	кочки
<i>Carex rostrata</i>	10	25	5
<i>C. limosa</i>	10	2	1
<i>Oxycoccus palustris</i>	10	15	20
<i>Menyanthes trifoliata</i>	20	15	5
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	1	2	15
<i>Betula pubescens</i>	2 (1.5 м)	1	3 (2.5 м)
<i>Eriophorum vaginatum</i>	5	—	1
<i>Polytrichum strictum</i>	5	—	5
<i>Salix cinerea</i>	3	—	—
<i>Carex cinerea</i>	10	—	—
<i>Sphagnum obtusum</i>	95	—	—
<i>Pinus sylvestris</i>	—	+	15 (0.8 м)
<i>Andromeda polifolia</i>	—	1	2
<i>Scheuchzeria palustris</i>	—	3	+
<i>Eriophorum polystachion</i>	—	1	—
<i>Sphagnum balticum</i>	—	95	—
<i>Drosera rotundifolia</i>	—	—	+
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	1
<i>Salix aurita</i>	—	—	1
<i>Pleurozium schreberi</i>	—	—	5
<i>Aulacomnium palustre</i>	—	—	5
<i>Polytrichum commune</i>	—	—	5
<i>Sphagnum fuscum</i>	—	—	10
<i>S. magellanicum</i>	—	—	25
<i>S. papillosum</i>	—	—	40
Всего видов	11	11	20

В ходе торфопоразработки прилегающей части болота был значительно понижен уровень воды, озеро (рис. 3) со всех сторон окружено глубокими осушительными каналами и уже к началу 1980-х годов было низинным осоково-сабельниковым, хвощово-осоково-сабельниковым, сильно обводненным болотом (Смагин, 1984). Сравнение растительности с той, что произрастала 18 лет назад, дано в табл. 6, 7 и 8. Из них видно, что в целом характер болота не изменился, оно по-прежнему остается низинным, но растительность стала иной. Существенно увеличилась видовая насыщенность сообществ, появились обычные для низинных болот *Galium palustre*, *Thyselium palustre*, *Calamagrostis neglecta*, а также более характерные для переходных *Carex lasiocarpa* и *Menyanthes trifoliata*. Утратил роль доминанта или содоминанта травяного яруса хвощ. Повсеместно увеличилось покрытие сфагновых мхов при этом их видовой состав почти не изменился, представлены исключительно евтрофные и мезоевтрофные виды. Произошли изменения и в кустарниковом ярусе, образуемом здесь разными видами ивы; где-то его покрытие увеличилось, но на большей части площади уменьшилось. В 1981 г. вся центральная часть болота была сильно закустарена, сейчас же ива там представлена немногими экземплярами и в создании внешнего аспекта сообщества никакой роли не играет. Выпадение кустарникового яруса, образованного ивой, произошло и на сплавинах вокруг оз. Соколье № 1, что свидетельствует о неустойчивости кустарниковых болотных сообществ (в 2000 г. автор отмечал отмирание некогда сомкнутого кустарникового яруса на значительной части Ториковского болота в Выборгском р-не). Клюква, как и выше перечисленные виды,

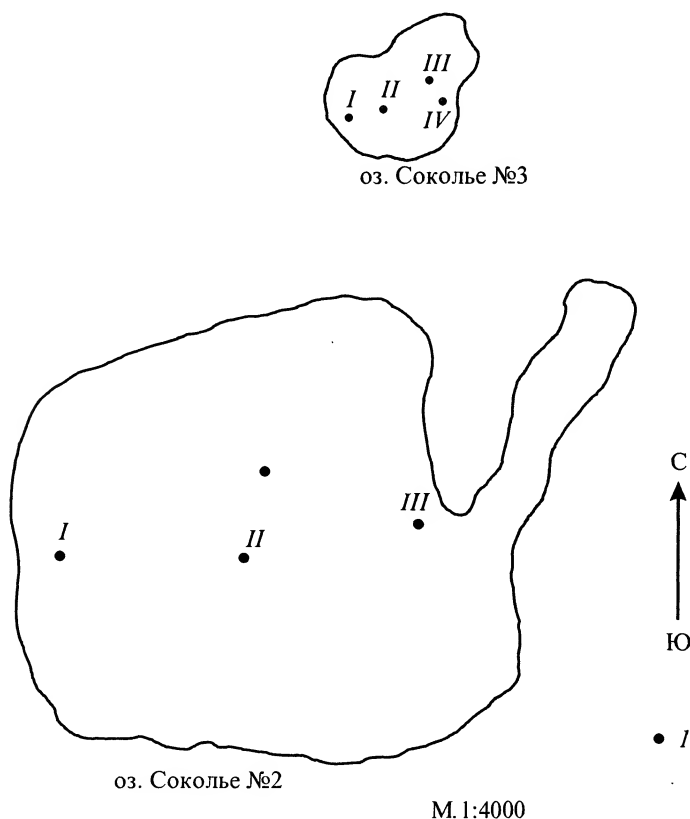


Рис. 3. Озера Сокольи № 2 и 3.

I — места описаний (наблюдений за сукцессиями).

ТАБЛИЦА 6

Сукцессионный ряд на болоте, образовавшемся
на месте Сокольного оз. № 2 (участок I)

Виды	Годы	
	1981	1999
<i>Carex rostrata</i>	30	10
<i>Equisetum fluviatile</i>	20	1
<i>Eriophorum polystachion</i>	3	2
<i>Comarum palustre</i>	10	30
<i>Naumburgia thyrsoflora</i>	3	8
<i>Cicuta virosa</i>	3	+
<i>Utricularia intermedia</i>	1	—
<i>Sphagnum squarrosum</i>	35	—
<i>S. teres</i>	—	35
<i>S. obtusum</i>	—	45
<i>Salix phylicifolia</i>	—	8
<i>S. cinerea</i>	—	2
<i>S. rosmarinifolia</i>	—	1
<i>Carex lasiocarpa</i>	—	30
<i>Galium palustre</i>	—	5
<i>Oxycoccus palustris</i>	—	3
<i>Calamagrostis neglecta</i>	—	3
<i>Thyselium palustre</i>	—	1
<i>Carex acuta</i>	—	+
Всего видов	8	16

ТАБЛИЦА 7

Сукцессионный ряд на болоте, образовавшемся
на месте Сокольного оз. № 2 (участок II)

Виды	Годы	
	1981	1999
<i>Salix phylicifolia</i>	15	+
<i>Equisetum fluviatile</i>	25	1
<i>Carex rostrata</i>	40	15
<i>C. lasiocarpa</i>	2	5
<i>Comarum palustre</i>	40	40
<i>Naumburgia thyrsoflora</i>	5	3
<i>Sphagnum obtusum</i>	15	50
<i>Carex cinerea</i>	+	—
<i>Eriophorum polystachion</i>	2	—
<i>Utricularia intermedia</i>	5	—
<i>Sphagnum squarrosum</i>	40	—
<i>S. fimbriatum</i>	15	—
<i>S. teres</i>	—	30
<i>Salix lapponum</i>	—	+
<i>Calamagrostis neglecta</i>	—	2
<i>Galium palustre</i>	—	2
<i>Menyanthes trifoliata</i>	—	3
<i>Carex acuta</i>	—	+
<i>Oxycoccus palustris</i>	—	2
<i>Thyselium palustre</i>	—	+
Всего видов	12	15

ТАБЛИЦА 8

Сукцессионный ряд на болоте, образовавшемся
на месте Соколье оз. № 2 (участок III)

Виды	Годы	
	1981	1999
<i>Equisetum fluviatile</i>	40	1
<i>Carex rostrata</i>	20	30
<i>Eriophorum polystachion</i>	3	2
<i>Comarum palustre</i>	20	25
<i>Naumburgia thyrsoflora</i>	3	3
<i>Sphagnum obtusum</i>	10	40
<i>Carex cinerea</i>	8	—
<i>Utricularia intermedia</i>	1	—
<i>Salix phylicifolia</i>	—	2
<i>S. lapponum</i>	—	2
<i>Calamagrostis neglecta</i>	—	8
<i>Carex lasiocarpa</i>	—	10
<i>C. chordorrhiza</i>	—	5
<i>C. acuta</i>	—	+
<i>Cicuta virosa</i>	—	+
<i>Thyselium palustre</i>	—	1
<i>Juncus filiformis</i>	—	1
<i>Viola palustris</i>	—	+
<i>Oxycoccus palustris</i>	—	3
<i>Warnstorfia exannulata</i>	—	15
<i>Sphagnum squarrosum</i>	—	15
<i>S. fimbriatum</i>	—	15
Всего видов	8	20

появившиеся в составе описанных сообществ, на территории рассматриваемого болота была отмечена и в 1981 г., но единично. В 1999 г. клюква встречалась повсеместно, а отдельные сфагновые кочки были усыпаны ее ягодами. Присущая болоту в 1981 г. мозаичность растительного покрова практически оказалась утраченной, его растительность стала монотонной и однообразной. Отмеченные сообщества, дающие внешний аспект всему обширному болоту, относятся к 2 ассоциациям: Comaro-Caricetum rostratae (большая часть площади), Comaro-Caricetum lasiocarpae (меньшая), представленными в основном субассоциацией sphagnetosum obtusi. Болото остается на низинной стадии, но тенденции к развитию в сторону переходного болота просматриваются отчетливо.

Оз. Соколье № 3

Это совсем небольшое озерко (рис. 3), диаметром 200—300 м, лежащее в 150 м к северу от предыдущего, и также полностью заболоченное к началу 1980-х гг. Но если на болоте, образовавшемся на месте оз. Соколье № 2, об исчезнувшем озере свидетельствовал, сохранившийся в центральной части чуть ли не единичный побег *Scirpus lacustris*, то здесь, на сильно обводненном (глубина 0.4 м) осоково-хвощово-гипновом низинном болоте в 1981 г. из-под ног автора даже выскакивала стайка карасей. Сфагновый ковер (из евтрофного вида — *Sphagnum obtusum*) образовался лишь на незначительной площади в прибрежной части. Перемены здесь оказались более разительными, чем на соседнем большом болоте. В ходе сукцессий за прошедшие 18 лет произошла смена растительности, свидетельствующая о том, что

ТАБЛИЦА 9

Сукцессионный ряд на болоте, образовавшемся
на месте Сокольного оз. № 3 (участок I)

Виды	Годы	
	1981	1999
<i>Carex rostrata</i>	20	2
<i>Equisetum fluviatile</i>	15	5
<i>Eriophorum polystachion</i>	2	+
<i>Menyanthes trifoliata</i>	25	+
<i>Oxycoccus palustris</i>	3	15
<i>Sphagnum papillosum</i>	20	75
<i>Comarum palustre</i>	5	—
<i>Drosera rotundifolia</i>	1	—
<i>Carex limosa</i>	1	—
<i>C. cinerea</i>	2	—
<i>C. chordorrhiza</i>	+	—
<i>Sphagnum obtusum</i>	75	—
<i>Pinus sylvestris</i> (0.5—2 м)	—	15
<i>Betula pubescens</i> (до 2 м)	—	5
<i>Salix cinerea</i>	—	+
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	—	+
<i>Andromeda polifolia</i>	—	1
<i>Carex lasiocarpa</i>	—	15
<i>Thyselium palustre</i>	—	+
<i>Sphagnum fallax</i>	—	20
Всего видов	12	14

болото перешло на другую стадию развития, от низинной к переходной, по крайней мере, на большей части площади. Особенно сильно изменилась растительность в его южной части (табл. 9), где появилась мезотрофная растительность (на обычных болотах более характерная для низких кочек), относящаяся к субасс. *Caricetum lasiocarpae sphagnetosum papillosum*, с четко выраженными монодоминантными ярусами — осоковым, моховым сфагновым и формирующимся древесным. Обильный подрост сосны достиг высоты 1.5—2.0 м (покрытие 10 %). Отмечены в составе этого сообщества и олигомезотрофные кустарнички *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, нигде более, кроме кочкарной перемычки между плесами озера № 1, не встреченные, клюква же в нем представлена в роли доминанта. Темпы развития данной болотной экосистемы дают возможность проследить за циклом болотообразования от зарастающего озера к стадии верхового болота, проходящего через низинную и переходную стадии. Далее по направлению к центру болота эта растительность уступает место сообществу другой субасс. *Caricetum lasiocarpae sphagnetosum obtusi* (табл. 10), а центр занят растительностью (табл. 11), которую по совокупности признаков можно отнести к асс. *Menyantho-Caricetum limosae*, хотя видовой состав ее для данной ассоциации не совсем типичен. Сообщества обеих ассоциаций сменили здесь бывшую ранее осоково-хвощово-гипновую растительность, где доминировала *Carex limosa*, подобной которой (по набору видов) на естественных болотах мне встречать не доводилось, что весьма затрудняет определение ее места в синтаксономии. Скорее всего, ее следует отнести к асс. *Equisetum fluviatilis*, но безусловно к разряду не типичных ее сообществ. В понижении, расположенном вблизи восточного берега, было сухо, а растительность, как и прежде, видовым разнообразием не отличалась (табл. 12). Дно выстилал почти сплошной ковер пересохшего *Warnstorfia exannulata*, над ним возвышался густой травостой из *Carex rostrata*, прежний

ТАБЛИЦА 10

Сукцессионный ряд на болоте, образовавшемся
на месте Сокольного оз. № 3 (участок II)

Виды	Годы	
	1981	1999
<i>Eriophorum polystachion</i>	20	1
<i>Equisetum fluviatile</i>	10	3
<i>Carex limosa</i>	40	5
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	10	1
<i>Comarum palustre</i>	15	3
<i>Hippuris vulgaris</i>	1	—
<i>Cicuta virosa</i>	+	—
<i>Carex cinerea</i>	+	—
<i>Warnstorfia exannulata</i>	40	—
<i>Carex lasiocarpa</i>	—	20
<i>C. rostrata</i>	—	10
<i>Thyselium palustre</i>	—	2
<i>Sphagnum obtusum</i>	—	95
Всего видов	9	9

доминант хвощ был представлен единичными экземплярами. Осоково-гипновые сообщества (не столь маловидовые) покрывают и восточную часть болота.

Изучение заболоченных и заболачивающихся озер подтвердило ранее сделанные выводы (Смагин, 1985) о том, что скорость происходящих здесь сукцессий значительно превышает ту, что свойственна экосистемам обычных болот.

К сожалению, недостаток времени не позволил провести исследование торфяной залежи. Но по косвенным признакам (визуальное сравнение соотношения уровня поверхности болот с уровнем берега) можно предположить, что дальнейшего столь

ТАБЛИЦА 11

Сукцессионный ряд на болоте, образовавшемся
на месте Сокольного оз. № 3 (участок III)

Виды	Годы	
	1981	1999
<i>Carex limosa</i>	50	20
<i>C. rostrata</i>	3	3
<i>Eriophorum polystachion</i>	15	1
<i>Equisetum fluviatile</i>	10	2
<i>Warnstorfia exannulata</i>	30	20
<i>Hippuris vulgaris</i>	2	—
<i>Sphagnum subsecundum</i>	25	—
<i>Carex chordorrhiza</i>	—	2
<i>Comarum palustre</i>	—	3
<i>Thyselium palustre</i>	—	3
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	—	+
<i>Oxycoccus palustris</i>	—	+
<i>Sphagnum balticum</i>	—	60
<i>S. centrale</i>	—	15
Всего видов	7	12

ТАБЛИЦА 12

Сукцессионный ряд на болоте, образовавшемся
на месте Сокольного оз. № 3 (участок IV)

Виды	Годы	
	1981	1999
<i>Warnstorfia exannulata</i>	80	80
<i>Equisetum fluviatile</i>	30	1
<i>Hippuris vulgaris</i>	1	—
<i>Potamogeton natans</i>	10	—
<i>Carex rostrata</i>	—	35
Всего видов	4	3

интенсивного нарастания толщи торфяной залежи (Смагин, 1984) не происходило. Скорее всего, здесь имело место увеличение плотности и объемного веса торфа.

Вывод о том, что в результате процессов зарастания и заболачивания данных озер образуются мезотрофные болота (Смагин, 1984, 1985) подтвердился, но являются ли они их конечным результатом — сомнительно. Насколько длительной здесь будет стадия мезотрофного болота покажут дальнейшие исследования.

За прошедшие 18 лет в растительности заболоченных озер произошли изменения, делающие ее более похожей на растительность естественных болот региона. В составе слагающих ее сообществ, по всей площади, стали постоянными компонентами виды, диагностические для союзов *Magnocaricion elatae* и *Caricion lasiocarpae*, и наоборот, выпали виды прибрежно-водной растительности. При этом видовое разнообразие почти повсеместно увеличилось.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В. Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. М., 1964. Ч. III. С. 300—447.
- Атлас «Карельский перешеек». М. 1 : 100 000. СПб., 1997.
- Смагин В. А. Смены растительности при зарастании мелких озер под влиянием антропогенных факторов // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 827—833.
- Смагин В. А. Смены растительности при зарастании мелких водоемов под влиянием антропогенного фактора. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1985. 18 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

The rate of a dynamic process taking place in mires formed in places of shallow lakes under anthropogenic impact is very fast. It is much faster than under natural conditions. The process of vegetation dynamics is considered by the example of small shallow lakes turning into mires (Vsevolozhsk district near St. Petersburg). During a short period of time, there was a sufficient change of the vegetation cover in these mires. The succession range can be observed which goes from the stage of fen to the stage of transitional bog.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561.844 : 551.782.2(63)

© Н. И. Блохина,¹ О. В. Бондаренко,² С. А. Снежкова³

НОВЫЕ ВИДЫ *PINACEAE* ИЗ ПЛИОЦЕНА ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ (ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИИ), УСТАНОВЛЕННЫЕ ПО ДРЕВЕСИНЕ

N. I. BLOKHINA, O. V. BONDARENKO, S. A. SNEZHKOVA. NEW SPECIES OF *PINACEAE* FROM
PLIOCENE OF SOUTHERN PRIMORYE (RUSSIAN FAR EAST) IDENTIFIED FROM WOOD^{1,2} Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс: (4232) 31-01-93

E-mail: evolut@eastnet.febras.ru

³ Дальневосточный государственный университет
690600 Владивосток, ул. Суханова, 8
Факс: (4232) 22-13-87

E-mail: stat@mail.primorye.ru

Поступила 19.07.2001

Описано анатомическое строение древесины новых видов *Piceoxylon pavlovskienne* sp. nov. и *Laricioxylon pavlovskienne* sp. nov. (*Pinaceae*) из плиоценовых отложений Павловского буроугольного месторождения (Южное Приморье).

Ключевые слова: *Piceoxylon*, *Laricioxylon*, новые виды сем. *Pinaceae*, анатомия древесины, Южное Приморье, плиоцен.

Настоящая работа является первым исследованием плиоценовых древесин российского Дальнего Востока (РДВ). Коллекция ископаемых древесин (22 образца) собрана на участке Южный угольного разреза Павловский-1 (Павловское буроугольное месторождение, Приморский край), расположенного в 35 км к северо-востоку от г. Уссурийска. Древесные остатки происходят из мелкогалечных конгломератов верхней части толщи косослоистых песчаников и галечников суйфунской свиты плиоценового (Решения..., 1994), по мнению Б. И. Павлюткина (1998), эоплейстоценового возраста. Листовые отпечатки в толще отсутствуют. Однако в алевроитовых линзах обнаружены споры, пыльца и растительный детрит (остатки плодов, семян и неопределимые остатки хвой). В спорово-пыльцевом комплексе значительная роль принадлежит *Picea* A. Dietr. и *Pinus* L., реже встречается *Tsuga* Carr., но доминируют умеренно-термофильные широколиственные *Quercus* L., *Ulmus* L., *Corylus* L., *Carpinus* L., *Tilia* L. и *Juglans* L.; среди мелколистственных преобладают *Alnus* Mill. и *Betula* L. Обилие *Picea* и *Larix* Mill. отмечено в семенной флоре, из древесных пород по карпологиическим остаткам установлены также *Salix* L., *Alnus*, *Betula* sect. *Costatae* (Koehne) Pilg., *Padus asiatica* Kom., *P. mackii* (Rupr.) Kom., *P. cf. jacutica* Dorof., *Crataegus* L., *Aralia* cf. *crassa* Dorof., *Cornus tertiaria* Dorof. (Павлюткин и др., 1988; Решения..., 1994).

Ископаемые древесины слабо лигнитизированные, темно-коричневого цвета, с годичными кольцами от 0.2—0.5 до 2—3 (4) мм шир. Образцы 1—6 см в поперечнике и 3—7 (20) см дл.; некоторые имеют сердцевину и являются, по-видимому, остатками небольших веток или, возможно, внутренних частей стволов и крупных ветвей.

Установлены: *Piceoxylon pavlovskienne* Blokhina et Bondarenko sp. nov. (6 образцов), *Larix* aff. *olgensis* A. Henry (14 образцов), *Laricioxylon pavlovskienne* Blokhina et

Bondarenko sp. nov. (1 образец), *Cerasus* aff. *sargentii* (Rend.) Pojark. (1 образец). Новый ископаемый вид *Piceoxylon pavlovskiense* имеет признаки анатомического строения древесины современных елей *Picea koraiensis* Nakai, *P. jezoensis* (Siebold et Zuss.) Carr. и *P. sitchensis* (Bong.) Carr., а *Laricioxylon pavlovskiense* — современных лиственниц *Larix occidentalis* Nutt., *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. и *L. olgensis*. Ископаемая древесина *Larix* aff. *olgensis* отличается от древесины современной *L. olgensis* только отсутствием спиральных утолщений на стенках вертикальных трахеид, но у последней они имеются лишь в молодой древесине (Блохина, Минхайдаров, 2000). У ископаемой древесины *Cerasus* aff. *sargentii*, в отличие от древесины современной *C. sargentii* (Ворошилова, Снежкова, 1984), не найдены патологические камедные ходы.

До настоящего времени ископаемая древесина лиственницы в Приморье была описана только из нижнего-среднего миоцена Реттиховского буроугольного месторождения — *L. rettikhovicum* Blokh. (Блохина, 1983а). Ископаемые древесины с признаками древесины елей на РДВ описаны из нижнего палеогена острова Юрий (Малые Курильские острова) — *Piceoxylon* sp. (cf. *Picea jezoensis*) (Красилов и др., 1988) и верхнего олигоцена бухты Сизиман (Хабаровский край) — *Piceoxylon sikhotealinense* Blokh. и *P. sizimanicum* Blokh. (Блохина, 1983б). Ископаемые древесины подсем. *Prunoideae* Focke (сем. *Rosaceae*) на РДВ обнаружены впервые. Однако в тихоокеанском регионе они описаны из среднего эоцена штата Вайоминг (США) — *Pruninium gummosum* Platen emend. Süss et Müller-Stoll (Süss, Müller-Stoll, 1980), верхнего эоцена штата Небраска (США) — *Prunoidoxylon eocenicum* Wheeler et Landon (Wheeler, Landon, 1992), олигоцена о-ва Кюсю (Япония) — *Prunus palaeozipeliana* M. Suzuki, *P. ascenditiporulosa* M. Suzuki, *P. uviporulosa* M. Suzuki и *P. polyporulosa* M. Suzuki (Suzuki, 1984) и голоцена о-ва Хонсю (Япония) — *Prunus jama-sakura* Sieb. ex Koidz., *P. spinulosa* Sieb. et Zucc. (Suzuki, Noshiro, 1985). Но все эти ископаемые древесины *Prunoideae* отличаются от плиоценовой древесины *Cerasus* aff. *sargentii* более широкими лучами и наличием камедных ходов, а древесины из олигоцена Японии, кроме того, и большим количеством сосудов в цепочках и группах (до 15—20, а у *Prunus uviporulosa* — до 30 сосудов). Исключение — *Pruninium gummosum*, у которого ширина лучей, как и у *Cerasus* aff. *sargentii*, не превышает 4 клеток, но высота их несколько ниже (не более 50 клеток) и имеются камедные ходы.

Род *Piceoxylon* Gothan, 1905

***Piceoxylon pavlovskiense* Blokhina et Bondarenko sp. nov.**

(табл. I, 1—11)

Etymology. From the locality, Pavlovka.

Diagnosis. Growth rings distinct. Pits on the radial walls of tracheids uniseriate; occasionally 1—3 (10) layers of biseriate opposite pits. Circular pits are (10—12) 18—21 (24) μm in diameter, elliptic pits (12) 18 $\times$ 21 (24—27) μm in dimension. Crassular occur sometimes between biseriate pits. Pits on the tangential walls of tracheids uniseriate or biseriate, 5—7 μm in diameter. Rays 1—25 (30) cells high; uniseriate, occasionally with 1—2 (6) layers of biseriate cells. Vertical resin canals are encircled by 8—12 and horizontal ones — by 10—12 (15) thick-walled epithelial cells. Horizontal resin canals occur in biseriate, bi-triseriate, triseriate or in tri-quadrise-riate rays; uniseriate ends are equal (up to 9 cells long) and unequal: short end consists of 1—2, long end — of 11—13 cells. Piceoid pits 1—6 per cross-field.

Holotype. Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (IBSS FEB RAS), coll. 20, specimen N 20/28, petrified wood; Southern Primory'e, Pavlovsky Brown Coal Basin, Southern sector of the coal extraction Pavlovsky-1, Suifunskian Suite, Pliocene.

Название вида. От местонахождения Павловка.

Диагноз. Годичные кольца отчетливые. Поровость радиальных стенок трахеид однородная, изредка 1—3(10) слоя двурядных супротивных окаймленных пор; двурядные поры сопровождаются крассулами. Округлые поры (10) 18—21(24) мкм, овальные — (12) 18 × 21(24—27) мкм в диам. На тангентальных стенках трахеид окаймленные поры однородные и двурядные, 5—7 мкм в диам. Однорядные лучи высотой 1—25(30) клеток, иногда в них имеются двурядные участки протяженностью 1—2(6) клеток. Вертикальные смоляные ходы с 8—12, горизонтальные — с 10—12(15) толстостенными клетками эпителия. Горизонтальные смоляные ходы располагаются в выпуклых двурядных, дву-, трехрядных, трехрядных и трех-, четырехрядных участках лучей с равными (до 9 клеток) и неравными однорядными окончаниями: короткое состоит из 1—2, длинное — из 11—13 клеток. На полях перекреста 1—6 пидеоидных пор, 5—6 мкм в диам.

Голотип. Биолого-почвенный ин-т (БПИ) ДВО РАН, кол. 20, обр. № 20/28, ископаемая древесина; Южное Приморье, Павловское буругольное месторождение, угольный разрез Павловский-1, участок Южный; суйфунская свита, плиоцен.

Описание. Годичные слои выражены отчетливо. Древесина состоит из трахеид, лучевых трахеид, лучевой паренхимы и клеток эпителия смоляных ходов.

Трахеиды ранней древесины довольно крупные, тонкостенные, широкопро светные, прямоугольной и многоугольной вытянутой радиально формы. Поровость радиальных стенок трахеид ранней древесины обильная, однородная (табл. I, 4), изредка встречаются двурядные супротивные поры, представленные 1—3 слоями по длине стенки трахеиды (у обр. № 20/12 и 20/25 — до 10 слоев). Поры округлые и слегка овальные, вытянутые горизонтально, с включенным округлым и овальным отверстиями соответственно; располагаются поры свободно, сближенно и сомкнуто по длине стенки трахеиды. Однорядные округлые поры (12) 18—20(24) мкм, овальные — (12) 18 × 24(27) мкм в диам. Двурядные округлые поры (10) 18—21(24) мкм, овальные — (12) 18 × 21(24) мкм в диам. Между двурядными овальными порами встречаются крассулы. Поры на радиальных стенках трахеид поздней древесины однорядные, 12—14 мкм (у обр. № 20/12 — 10 мкм) в диам., располагаются на значительном расстоянии друг от друга по длине стенки; в последних слоях поздней древесины поры отсутствуют. На тангентальных стенках трахеид обильные однорядные и двурядные окаймленные поры, 5—7 мкм в диам., свободно расположенные по длине стенки (табл. I, 3); двурядные поры — в более или менее супротивном и очередном расположении; у обр. № 20/25 имеется спиральная штриховатость. Спиральные утолщения на стенках трахеид обнаружены только в первом годичном кольце у обр. № 20/25. Тяжевая паренхима с гладкими поперечными стенками, приурочена к смоляным ходам; иногда встречается травматическая паренхима с зубчатыми поперечными и пористыми тангентальными стенками.

Годичные кольца отчетливые, от 0.2—0.5 до 2—3 мм шир., состоят в основном из трахеид ранней древесины. Переход от ранней древесины к поздней постепенный (табл. I, 1), более заметный в узких годичных кольцах. Поздняя древесина занимает примерно 1/4—1/2 годичного кольца. Трахеиды поздней древесины толстостенные, прямоугольной сильно уплощенной радиально формы, с почти щелевидными полос тями. Много ложных годичных колец.

Лучи многочисленные, однорядные и веретеновидные, последние с горизонтальными смоляными ходами. Однорядные лучи 1—25(30) клеток выс.; часто встречаются частично двурядные лучи с двурядными участками протяженностью 1—2(6) слоев (табл. I, 6). Срединные клетки лучей округлые и овальные, вытянутые вдоль луча; краевые — округло-треугольные и примерно равны срединным клеткам. Высота лучевых клеток 18—21 мкм, ширина 12—14 мкм. Горизонтальные и тангентальные стенки лучей утолщенные; горизонтальные — пористые, но с протяженными гладкими участками; тангентальные — с 1—2 узелками. Лучи сложные — обрамленные (реже полуобрамленные) и смешанные. Лучевые трахеиды располагаются одним, реже 2—3 слоями по краям лучей, иногда 1—2 слоями в середине луча, а также образуют

самостоятельные одно-двуслойные лучи. Внутренние стенки лучевых трахеид плохо сохранились, что не позволяет определить характер их структуры.

Вертикальные смоляные ходы на поперечном сечении округлые и слегка овальные, 90—100 мкм диам., с 8—12 толстостенными, часто сильно разрушенными клетками эпителия; располагаются в поздней древесине и в зоне перехода от ранней древесины к поздней, но в узких кольцах — по всему годичному кольцу (табл. I, 1, 2). Вертикальные смоляные ходы одиночные, в тангентальных цепочках по 2—4 (5), много травматических смоляных ходов, расположенных протяженными тангентальными цепочками.

Горизонтальные смоляные ходы (табл. I, 7—10) округлые и овальные, вытянутые вдоль луча, крупные (50—80 мкм в диам.), с 10—12 (15) толстостенными клетками эпителия, располагаются в двурядных, дву-трехрядных, трехрядных (преобладают) и трех-четырёхрядных лучах. Однорядные окончания лучей равные (не более 9 клеток), реже неравные: короткое состоит из 1—2 клеток, длинное — из 11—13 клеток. Встречаются лучи с двумя смоляными ходами, а также травматические горизонтальные смоляные ходы и цисты (табл. I, 11).

На полях перекреста по 1—6 пицеоидных пор, 5—6 мкм в диам. (табл. I, 5). В первых слоях ранней древесины в краевых клетках лучей на полях перекреста располагается по 5—6 пор двумя горизонтальными рядами или диффузно. В срединных клетках лучей ранней древесины на полях перекреста по 4 поры в двух горизонтальных рядах или по 3 поры в диффузном расположении. Ближе к зоне поздней древесины на полях перекреста встречается по 2 поры в одном горизонтальном ряду, вертикально одна над другой или по диагонали. В первых слоях поздней древесины на полях перекреста по 1—2 поры, расположенные вертикально одна над другой, реже по диагонали.

Изменчивость анатомических признаков древесины в последовательно откладываемых камбием годичных слоях. Исследование изменчивости ксилотомических признаков по направлению от сердцевинки к периферии выполнено на образце № 20/25, имеющем сердцевину, хорошую сохранность анатомической структуры и 45 годичных колец. Выявлены следующие закономерности.

Двурядные супротивные поры на радиальных стенках трахеид появляются с 12-го годичного кольца — по 1—2 (4) слоя на стенке трахеиды, максимальной протяженности (7 слоев) они достигают в 14-м годичном кольце.

Овальные однорядные поры на радиальных стенках трахеид появляются с 3-го, а овальные двурядные поры — с 19-го годичного кольца.

Максимального размера однорядные округлые поры достигают к 9-му, овальные — к 14-му годичному кольцу. Максимальный размер двурядных округлых пор устанавливается к 17-му, овальных — к 20-му слою прироста.

Крассулы появляются с 19-го годичного кольца вместе с двурядными овальными порами.

Спиральные утолщения на стенках вертикальных трахеид обнаружены лишь в 1-м годичном кольце; спиральная штриховатость на тангентальных стенках трахеид наблюдается с 10-го годичного кольца.

Тяжевая паренхима, не приуроченная к вертикальным смоляным ходам, обнаружена в 1-м и 8-м годичных кольцах, с 10-го годичного кольца она встречается только как сопровождающая у вертикальных смоляных ходов.

Средняя высота однорядных лучей устанавливается к 5-му годичному кольцу; максимальная высота появляется с 18-го слоя прироста (рис. 1).

Двурядные участки в однорядных лучах встречаются с 16-го годичного кольца, наиболее протяженные отмечены в 16, 19 и 35-м годичных кольцах.

На полях перекреста вплоть до 4-го годичного кольца располагаются по 1—4 поры, в 5-м слое прироста встречается по 5 пор, с 7-го годичного кольца — по 6 пор на поле перекреста.

Обрамленные и смешанные лучи и самостоятельные лучи из лучевых трахеид встречаются с 1-го годичного кольца.

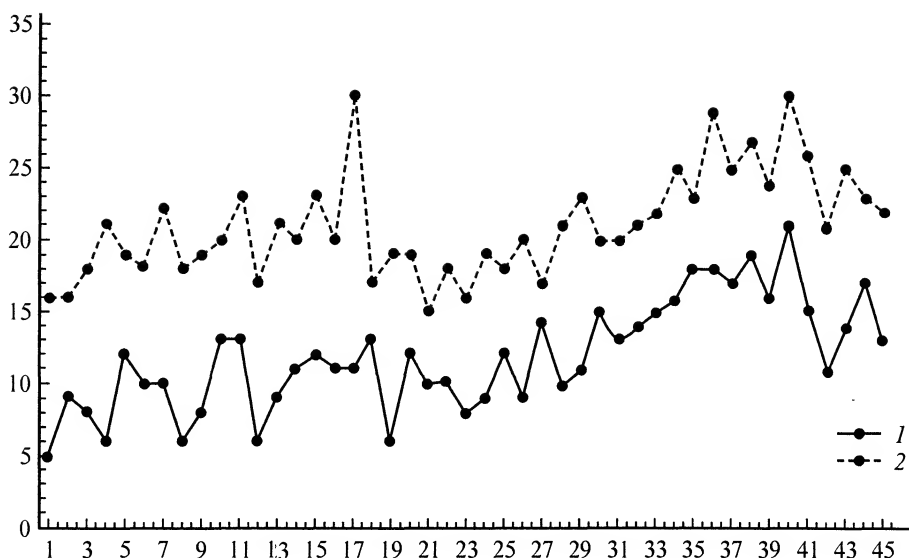


Рис. 1. Возрастная изменчивость высоты однорядных лучей по направлению от сердцевины к периферии у *Piceoxylon pavlovskense* sp. nov.

По оси абсцисс: число последовательных слоев прироста древесины от сердцевины к периферии; по оси ординат: высота лучей (в клетках) — средние значения (1) и максимальные значения (2).

Вертикальные и горизонтальные смоляные ходы появляются с 1-го годичного кольца. До 30-го годичного кольца горизонтальные смоляные ходы располагаются только в двурядных частях лучей, в 30-м слое прироста появляются дву-трехрядные части лучей со смоляными ходами, а в 35-м — в трехрядных частях лучей; тем не менее, дву-трехрядные и трехрядные участки в лучах встречаются еще крайне редко.

Возрастная изменчивость ширины годичных колец отражена на рис. 2.

Таким образом, все основные признаки анатомического строения древесины устанавливаются к 35-годовому кольцу, за исключением трех-четырёхрядных вaretеновидных лучей. Их появление не удалось выявить у обр. № 25. Этот признак формируется уже после 45-го годичного кольца.

Обоснование определения. Наличие нормальных вертикальных и горизонтальных смоляных ходов с толстостенными клетками эпителия свидетельствует о принадлежности описанной древесины формальному роду *Piceoxylon* Gothan, объединяющему ископаемые древесины с признаками современных родов *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga* Carr. и отчасти *Keteleeria* Carr.

Наличие у исследованной древесины нормальных вертикальных и горизонтальных смоляных ходов исключает род *Keteleeria*, у которого последние отсутствуют. *Pseudotsuga* отличается присутствием спиральных утолщений на стенках вертикальных и лучевых трахеид и 5—6-угольным очертанием горизонтальных смоляных ходов с небольшим количеством клеток эпителия. *Picea* и *Larix* часто трудно различимы. Однако развитие на радиальных стенках трахеид преимущественно однорядной поровости, расположение горизонтальных смоляных ходов в трех-четырёхрядных участках лучей в основном с равными однорядными окончаниями и преобладание постепенного перехода от ранней древесины к поздней позволяет отнести исследованную древесину к роду *Picea*.

Наибольшее сходство у описанной ископаемой древесины наблюдается с древесиной современных елей *Picea koraiensis*, *P. jezoensis* и *P. sitchensis* (табл. 1). С древесиной *P. koraiensis* ее сближает характер поровости радиальных и тангентальных стенок трахеид, количество пор на полях перекреста, наличие высоких однорядных лучей и большего (по сравнению с вертикальными ходами) количества клеток

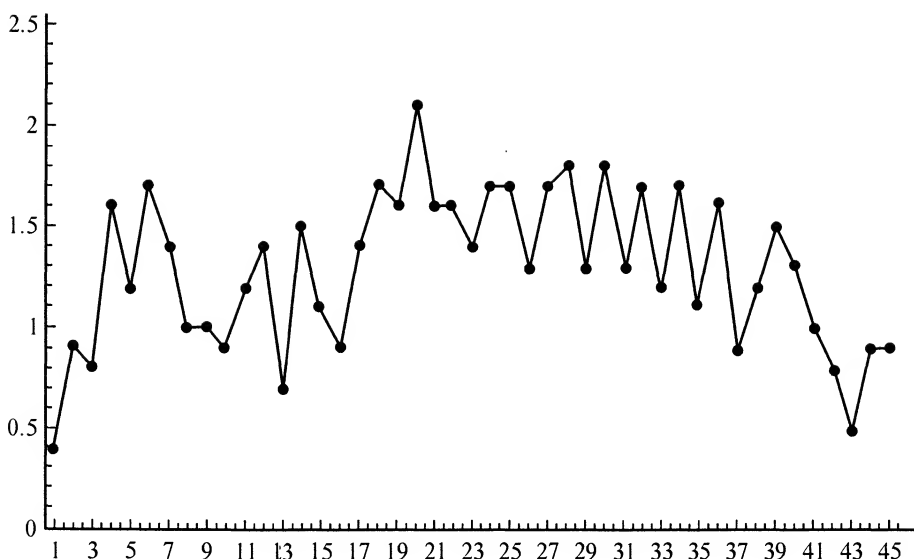


Рис. 2. Возрастная изменчивость ширины годовичных колец по направлению от сердцевины к периферии у *Piceoxylon pavlovskense* sp. nov.

По оси абсцисс: число последовательных слоев прироста древесины от сердцевины к периферии; по оси ординат: ширина годовичных колец (мм).

эпителия, выстилающих горизонтальные смоляные ходы. Тем не менее у *P. koraiensis* нет трех-четырёхрядных лучей и меньше размеры пор радиальных стенок трахеид.

С древесиной *P. sitchensis* описанную древесину сближает наличие на радиальных стенках трахеид крупных однорядных пор и расположение горизонтальных смоляных ходов в трех-четырёхрядных участках лучей. Однако у *P. sitchensis* полностью отсутствуют двурядные поры на стенках трахеид, значительно ниже лучи, несколько большее количество пор на полях перекреста и меньшее количество клеток эпителия, выстилающих вертикальные и горизонтальные смоляные ходы.

С древесиной *P. jezoensis* исследованную ископаемую древесину сближают характер поровости радиальных стенок трахеид, высокие однорядные лучи и расположение горизонтальных смоляных ходов в трех-четырёхрядных участках лучей. Однако у *P. jezoensis* несколько меньше размеры пор на радиальных стенках трахеид и меньше количество клеток эпителия, выстилающих горизонтальные смоляные ходы, но больше размеры пор на тангентальных стенках трахеид и большее количество пор на полях перекреста.

Е. С. Чавчавадзе (1975) изучила онтогенетическую изменчивость ряда ксилотомических признаков у современных елей *Picea jezoensis* и *P. glehnii* (F. Schmidt) Mast. К сожалению, изменчивость многих признаков лучевой и тяжелой паренхимы, которая была исследована у современных представителей, не удалось проследить у ископаемой древесины из-за не всегда хорошей сохранности этих признаков. В то же время, Чавчавадзе (1975) не рассмотрела изменчивости количества пор на полях перекреста, рядности лучей, содержащих смоляные ходы, поровости радиальных стенок трахеид и размеров пор на этих стенках, что было прослежено на ископаемом материале. У ископаемой древесины несколько раньше, чем у древесины близкого современного вида *Picea jezoensis* устанавливается средняя высота однорядных лучей. Поскольку у *P. jezoensis* зрелая древесина отмечена с 50 лет (Чавчавадзе, 1975), можно предположить, что и у исследованной ископаемой древесины дефинитивная структура также формируется примерно к этому возрасту.

Среди ископаемых древесин значительное сходство отмечено с древесиной *Piceoxylon* sp. (cf. *Picea jezoensis*) из нижнего палеогена о-ва Юрий (Малые Курильские

ТАБЛИЦА 1

Сравнительная характеристика анатомического строения ископаемой древесины *Piceoxylon pavlovskienne* и древесины близких современных и ископаемых видов елей

Анатомические признаки	<i>Piceoxylon pavlovskienne</i>	<i>Picea koraiensis</i> Nakai (Будкевич, 1961)	<i>Picea jezoensis</i> (Siebold et Zucc.) Carr. (Будкевич, 1961; Грегуш, 1963)	<i>Picea sitchensis</i> (Bong.) Carr. (Будкевич, 1961; Грегуш, 1963)	<i>Piceoxylon</i> sp. (cf. <i>Picea jezoensis</i> (Siebold et Zucc.) Carr.) (Красилов и др., 1988)
Окаймленные поры радиальных стенок трахеид					
Поры					
однорядные	+	+	+	+	+
двурядные	1—3(10)	±	±	—	1
Диаметр пор, мкм	(10)18—21(24—27)	15—18	(10)15—18	(12)15—18(24)	?
Окаймленные поры тангентальных стенок трахеид					
Диаметр, мкм	5—7	4.5—6	6—8	(5)6—9	?
Однорядные лучи					
Высота лучей (в клетках)	1—25(30)	1—30	1—30	1—20	1—20(30)
Протяженность двурядных участков (в клетках)	1—2(6)	?	?	?	1—4(6)
Вертикальные смоляные ходы					
Количество клеток эпителия	8—12	7—12	6—13	8—10	7—13
Горизонтальные смоляные ходы					
Количество клеток эпителия	10—12(15)	10—15	6—10	7—12	7—10
Расположение ходов в веретеновидных лучах					
Лучи двурядные	±	+	+	—	±
дву-трехрядные	+	+	+	±	+
трехрядные	++	+	+	+	+
трех-четыре-рядные	+	—	+	+	+
четыре-рядные	—	—	+	+	+
Поровость полей перекреста					
Количество пор	1—6	1—6	1—6	1—3(6)	1—4(6)
Диаметр пор, мкм	5—6	?	3—6	4—6	?

Примечание. «+» — признак присутствует, «—» — отсутствует, «±» — встречается редко, «++» — преобладает, «?» — нет данных.

о-ва) (Красилов и др., 1988). Однако *Piceoxylon* sp. (cf. *Picea jezoensis*) отличается присутствием четырехрядных лучей со смоляными ходами, несколько меньшим количеством клеток эпителия, выстилающих горизонтальные смоляные ходы, а также более редкой встречаемостью на радиальных стенках трахеид двурядных супротивных пор (табл. 1).

Исходя из вышесказанного исследованную древесину целесообразно описать как древесину нового ископаемого вида *Piceoxylon pavlovskienne* sp. nov., указав на некоторое ее сходство с древесиной современных елей *Picea koraiensis*, *P. jezoensis* и *P. sitchensis*.

Материал. Кол. 20, обр. 20/8, 20/12, 20/15, 20/25, 20/27, 20/28 (голотип); всего 6 образцов.

Местонахождение. Южное Приморье; Павловское буроугольное месторождение, угольный разрез Павловский-1, участок Южный; суйфунская свита, плиоцен.

Род *Laricioxylon* Greguss, 1967

***Laricioxylon pavlovskiense* Blokhina et Bondarenko sp. nov.**

(табл. II, 1—20)

Etymology. From the locality, Pavlovka.

Diagnosis. Growth rings distinct. Pits on the radial walls of tracheids uniseriate, biseriate (predominant) or sometimes triseriate (1—5(7) layers of pits), opposite. Crassulae are present. Circular pits are (14) 17—20(27) μm in diameter, elliptic pits are (14) 17—20 $\times$ 20—25(30) μm in dimension. Pits on the tangential walls of tracheids uniseriate and biseriate, 12 μm in diameter. Uniseriate rays 1—25(30) cells high. Inner walls of ray tracheids smooth. Vertical resin canals are encircled by 7—9(10) and horizontal ones — by 5—7 thick-walled epithelial cells. Horizontal resin canals occur in biseriate, occasionally in bi-triseriate rays; uniseriate ends are equal (up to 15—18 cells long) or unequal: short end consists of 1—10 and long end — of 5—26 cells. Piceoid pits 1—6(10) per cross-field.

Holotype. Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (IBSS FEB RAS), coll. 20, specimen N 20/14; petrified wood; Southern Primory'e, Pavlovsky Coal Basin, Southern sector of the coal extraction Pavlovsky-1; Suifunskian Suite, Pliocene.

Название вида. От местонахождения Павловка.

Диагноз. Годичные слои отчетливые. Поровость радиальных стенок трахеид однорядная, двурядная (преобладает) и трехрядная (1—5(7) слоев), супротивная; имеются крассулы. Округлые поры (14) 17—20(27), овальные — (14) 17—20 $\times$ 20—25(30) мкм в диам. Поры тангентальных стенок однорядные и двурядные, 12 мкм в диам. Высота однорядных лучей 1—25(30) клеток. Лучевые трахеиды гладкостенные. Вертикальные смоляные ходы с 7—9(10), горизонтальные — с 5—7 толстостенными клетками эпителия. Горизонтальные смоляные ходы располагаются в двурядных, изредка в дву-трехрядных участках лучей, с длинными равными (до 15—18 клеток) или резко неравными однорядными окончаниями: короткое состоит из 1—10, длинное — из 5—26 клеток. На полях перекреста 1—6(10) пиеоидных пор 5—7 мкм в диам.

Голотип. Биолого-почвенный ин-т ДВО РАН (БПИ ДВО РАН), кол. 20, обр. № 14, ископаемая древесина; Южное Приморье, Павловское буроугольное месторождение, угольный разрез Павловский-1, участок Южный; суйфунская свита, плиоцен.

Описание. Годичные слои выражены отчетливо. Древесина состоит из трахеид, лучевых трахеид, клеток лучевой паренхимы и эпителия смоляных ходов.

Трахеиды ранней древесины крупные, тонкостенные, широкопросветные, прямоугольной и многоугольной вытянутой радиально формы. Поровость радиальных стенок трахеид ранней древесины обильная, однорядная, двурядная (преобладает) и трехрядная; многорядные поры супротивные. Поры округлые и слегка овальные, вытянутые горизонтально, с включенными округлым и овальным отверстиями соответственно; торусы со слегка бахромчатым краем. Однорядные поры располагаются свободно, сближенно и сомкнуто по длине стенки трахеиды (табл. II, 12). Двурядные поры располагаются в основном очень плотно и имеют вертикальную и горизонтальную линии контакта (табл. II, 11). Трехрядные поры встречаются часто, но представлены 1—5(7) слоями по длине стенки трахеиды (табл. II, 2, 5, 6). Однорядные округлые поры (14) 17—20(24) мкм, овальные — (14) 17—20 $\times$ 20—25(30) мкм в диам. Двурядные округлые поры (14) 17—20(27) мкм, овальные — (14) 17—

20 × 24 (27) мкм в диам. Трехрядные округлые поры 17 мкм, овальные — 17 × 20 мкм в диам. Красулы сопровождают двурядные и трехрядные поры, изредка — однорядные. На радиальных стенках трахеид поздней древесины поры однорядные, (14) 17 мкм в диам., редко расположенные по длине стенки трахеиды; в последних слоях поздней древесины поры отсутствуют. На тангентальных стенках трахеид окаймленные поры обильные, однорядные и двурядные, 12 мкм в диам., расположенные свободно по длине стенки трахеиды, при этом двурядные поры расположены более или менее супротивно или очередно (табл. II, 7).

Годичные кольца отчетливые, узкие (0.5 мм шир.); состоят в основном из трахеид ранней древесины. Переход от ранней древесины к поздней резкий. Поздняя древесина занимает 1/6—1/5 (1/2) годичного кольца, что составляет примерно 4—7 слоев (табл. II, 1). Трахеиды поздней древесины толстостенные, прямоугольной сильно уплощенной радиально формы, с почти щелевидными полостями.

Лучи многочисленные, однорядные и многорядные, последние с горизонтальными смоляными ходами. Высота однорядных лучей 1—25 (30) клеток. Срединные клетки лучей округло-прямоугольные, вытянутые вдоль луча; краевые — округло-треугольные и примерно равны срединным клеткам. Высота лучевых клеток 13—14 мкм, ширина 6—7 мкм. Горизонтальные и тангентальные стенки лучей утолщенные, пористые; горизонтальные стенки часто с протяженными гладкими участками. Лучи сложные — обрамленные (реже полуобрамленные) и смешанные. Лучевые трахеиды располагаются 1—2 слоями по краям (табл. II, 3, 13, 14, 19, 20), иногда в середине лучей, а также образуют самостоятельные одно—двуслойные лучи (табл. II, 4). Лучевые трахеиды с гладкими внутренними и неровными, иногда сильно изогнутыми внешними стенками.

Вертикальные смоляные ходы на поперечном сечении округлые или слегка овальные, 40—55 мкм в диам., с 7—9 (10) толстостенными, часто сильно разрушенными клетками эпителия; располагаются преимущественно в поздней древесине, реже в зоне перехода от ранней древесины к поздней; одиночные, иногда собраны в тангентальные цепочки по 2—3 хода (табл. II, 1, 9).

Горизонтальные смоляные ходы овальные, вытянутые вдоль луча, с 5—7 толстостенными клетками эпителия (табл. II, 10, 15—18); располагаются преимущественно в двурядных, иногда в двух-трехрядных участках лучей (обнаружен только один дву-трехрядный луч). Однорядные окончания веретеновидных лучей длинные равные (протяженностью до 15—18 клеток) и резко неравные: короткое состоит из 1—10, длинное — из 5—26 клеток. Довольно часто встречаются лучи, содержащие по два смоляных хода (табл. II, 16), иногда встречаются лучи с тремя горизонтальными смоляными ходами (табл. II, 17).

На полях перекреста по 1—6 (7—10) пицеоидных пор, 5—7 мкм в диам. (табл. II, 3, 8, 13, 19). В первых слоях ранней древесины в краевых клетках лучей на полях перекреста располагается по 8—10 пор двумя горизонтальными рядами, иногда по 4—5 пор в одном горизонтальном ряду. В срединных клетках лучей на полях перекреста по 6, иногда 8 пор в двух горизонтальных рядах, 5—7 пор — в диффузном расположении, по 3 поры — в одном горизонтальном ряду. Ближе к зоне поздней древесины в краевых клетках лучей на полях перекреста встречается по 6 пор в двух горизонтальных рядах, а в срединных клетках — по 4 поры в двух горизонтальных рядах, 3 — в диффузном расположении и по 2 поры — в одном горизонтальном ряду (реже по диагонали). В первых слоях поздней древесины на полях перекреста по 1—2 поры, расположенные вертикально одна над другой, реже по диагонали.

Обоснование определения. Наличие нормальных вертикальных и горизонтальных смоляных ходов с толстостенными клетками эпителия свидетельствует о принадлежности описанной древесины формальному роду *Piceoxylon*, объединяющему ископаемые древесины с признаками современных родов *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga* и отчасти *Keteleeria*.

Однако у *Keteleeria* нет горизонтальных смоляных ходов, у *Pseudotsuga* на стенках вертикальных и лучевых трахеид имеются спиральные утолщения, а горизонтальные

смоляные ходы пяти-шестиугольного очертания с небольшим количеством клеток эпителия. *Picea* и *Larix* часто трудно различимы по ксилотомическим признакам. Тем не менее преобладание на радиальных стенках трахеид многорядных пор и наличие на этих стенках очень крупных пор (до 30 мкм в диам.), а также гладкостенные лучевые трахеиды, расположение горизонтальных смоляных ходов в двурядных участках лучей с очень длинными равными и резко неравными однорядными окончаниями, резкий переход от ранней древесины к поздней позволяют отнести изученную древесину к современному роду *Larix*.

Наибольшее сходство ископаемая древесина имеет с древесиной современных лиственниц *Larix occidentalis*, *L. gmelinii* и *L. olgensis* (табл. 2). С древесиной *L. occidentalis* ее сближает наличие трехрядных супротивных окаймленных пор на радиальных стенках трахеид, большого количества (до 10) только пицеоидных пор на полях перекреста и расположение горизонтальных смоляных ходов в двурядных участках лучей. Однако у исследованной древесины значительно крупнее поры на стенках трахеид и горизонтальные смоляные ходы иногда располагаются в дву-трехрядных веретеновидных лучах.

С древесиной *L. gmelinii* описанную древесину сближает наличие трехрядных супротивных окаймленных пор на радиальных стенках трахеид, крупные размеры этих пор. Но у *L. gmelinii* на полях перекреста не более 7 пор, причем не только пицеоидного, но и таксодиоидного типа, несколько меньше размеры окаймленных пор на стенках трахеид и горизонтальные смоляные ходы располагаются не только в дву-трехрядных, но и в трехрядных участках лучей.

С древесиной *L. olgensis* изученную древесину сближает наличие очень крупных окаймленных пор (до 30 мкм в диам.) на радиальных стенках трахеид, крупных пор на тангентальных стенках, большого количества только пицеоидных пор на полях перекреста, высоких однорядных лучей и длинных равных и резко неравных однорядных окончаний у веретеновидных лучей со смоляными ходами. Тем не менее у *L. olgensis* отсутствуют трехрядные поры на стенках трахеид, на полях перекреста не более 8 пор, горизонтальные смоляные ходы располагаются не только в дву-трехрядных, но и в трехрядных участках лучей, а однорядные лучи иногда с двурядными участками.

Среди ископаемых древесин наибольшее сходство отмечено с древесинами *Laricioxylon korfiense* (Блохина, 1996) из среднего миоцена залива Корфа (Камчатка) и *Laricioxylon sichotealinense* (Блохина, 1985) из верхнего олигоцена бухты Сизиман (Хабаровский край) (табл. 2). Однако *L. korfiense* отличается отсутствием трехрядных пор на стенках трахеид, меньшими размерами пор, наличием протяженных двурядных участков в однорядных лучах и меньшим количеством пор на полях перекреста. У *L. sichotealinense* отсутствуют трехрядные окаймленные поры на стенках трахеид, меньшее количество пор на полях перекреста, однорядные лучи имеют протяженные двурядные участки, а горизонтальные смоляные ходы располагаются не только в дву-трехрядных, но и в трехрядных веретеновидных лучах.

Р. Greguss (1967) предложил для ископаемых древесин с признаками анатомического строения современных *Larix* использовать родовое название *Laricioxylon* Greguss. Поскольку исследованная древесина не имеет полного сходства с древесиной какой-либо современной или ископаемой лиственницы, ее следует описать как древесину нового ископаемого вида *Laricioxylon pavlovskense*, указав на некоторое ее сходство с водопроводящей тканью современных лиственниц *Larix occidentalis*, *L. gmelinii* и *L. olgensis*.

Материал. Кол. 20, обр. № 20/14 (голотип); всего 1 образец.

Местонахождение. Южное Приморье; Павловское бурогольное месторождение, угольный разрез Павловский-1, участок Южный; суйфунская свита, плиоцен.

Благодарности

Авторы выражают благодарность Российскому фонду фундаментальных исследований за финансовую поддержку работы (проект № 01-04-48095), Р. С. Климовой

ТАБЛИЦА 2

Сравнительная характеристика анатомического строения ископаемой древесины *Laricioxylon pavlovskense* и древесины близких современных и ископаемых видов лиственницы

Анатомические признаки	<i>Laricioxylon pavlovskense</i>	<i>Larix occidentalis</i> Nutt. (Greguss, 1955; Будкевич, 1956, 1961; Атлас древесины..., 1992)	<i>Larix gmelinii</i> (Rupr.) Rupr. (Будкевич, 1956, 1961; Атлас древесины..., 1992; Greguss, 1955)	<i>Larix olgensis</i> A. Henry (Блохина, Минхайдаров, 2000)	<i>Laricioxylon korfiense</i> Blokh. (Блохина, 1996)	<i>Laricioxylon sichotealinense</i> Blokh. (Блохина, 1985)
Окаймленные поры радиальных стенок трахеид						
Поры						
однорядные	+	+	+	+	+	+
двурядные	++	+	++	++	+	++
трехрядные	±	±	±	—	—	—
Диаметр пор, мкм	(14)17—24(30)	18—20	18—25(27)	(18)21—27(30)	15—24	?
Окаймленные поры тангентальных стенок трахеид						
Диаметр, мкм	12	5—6	(5)6—8(10)	6—9(12)	—	+
Однорядные лучи						
Высота (в клетках)	1—30	1—25	1—25	1—36	1—30(40)	1—35(46)
Протяженность двурядных участков (в клетках)	—	—	—	1—2(5)	1—6(11)	1—7
Вертикальные смоляные ходы						
Количество клеток эпителия	7—9(10)	8—10	8—12	8—10(12)	8—10(12)	9—12(15)
Горизонтальные смоляные ходы						
Количество клеток эпителия	5—7	7—10	8—12	8—10(12)	6—8(11)	6—10

Расположение ходов в веретеновидных лучах

Лучи						
двурядные	+	+	+	+	+	+
дву-трехрядные	$\pm$	—	+	+	—	+
трехрядные	—	—	+	+	—	+
Однорядные окончания веретеновидных лучей (в клетках)						
короткое	1—10	3—8	3—5	1—10	1—4	1—22
длинное	5—26	4—14	3—11	17—28	4—14	3—28

Поровость полей перекреста

Количество пор	1—6(7—10)	1—6(7—10)	1—6(7)	1—6(8)	1—6	1—6
Диаметр пор, мкм	5—7	(4)5—6	6—7(8)	4—5	?	?

Тип пор

Пицеоидные	+	+	+	+	+	+
Таксодиоидные	—	—	$\pm$	—	—	—

Примечание. «+» — признак присутствует, «—» — отсутствует, «++» — преобладает, « $\pm$ » — встречается редко, « $\pm$ » — крайне редко, «?» — нет данных.

(Приморская поисково-съёмочная экспедиция Приморгеолкома, Владивосток) за коллекцию ископаемых древесин, Е. В. Владимировой за изготовление препаратов и К. П. Новиковой за фотопечать (БПИ ДВО РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас древесины и волокон для бумаги. М., 1992. 329 с.
- Блохина Н. И. Два вида хвойных из миоцена Реттиховки (Южное Приморье), установленных по углелигнированной древесине // Бот. журн. 1983а. Т. 68. № 4. С. 463—468.
- Блохина Н. И. Сравнительная анатомия древесины ископаемых елей // Палеоботаника и фитоистратиграфия Востока СССР. Владивосток, 1983б. С. 56—64.
- Блохина Н. И. Новый вид ископаемой лиственницы (по древесине) и проблема происхождения сибирской и даурской лиственниц // Комаровские чтения. Владивосток, 1985. Вып. 32. С. 3—13.
- Блохина Н. И. Ископаемая древесина лиственницы (*Larix*, *Pinaceae*) из залива Корфа (Камчатка) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 6. С. 91—101.
- Блохина Н. И., Минхайдаров В. Ю. Изменчивость анатомических признаков древесины *Larix olgensis* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 40—49.
- Будкевич Е. В. Анатомическое строение древесины видов *Larix* в связи с их систематикой // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 1. С. 64—80.
- Будкевич Е. В. Древесина сосновых. М.; Л., 1961. 152 с.
- Грегус П. Определитель древесины голосеменных по микроскопическим признакам. М., 1963. 184 с.
- Ворошилова Г. И., Снежкова С. А. Древесина лесобразующих и сопутствующих пород Дальнего Востока. Владивосток, 1984. 155 с.
- Красилов В. А., Блохина Н. И., Маркевич В. С., Серова М. Я. Мел-Палеоген Малой Курильской гряды. Владивосток, 1988. 140 с.
- Павлюткин Б. П. К вопросу о возрасте суйфунской свиты (Южное Приморье) // Тихоокеанская геология. 1998. Т. 17. № 6. С. 37—45.
- Павлюткин Б. И., Петренко Т. И., Белянина Н. И. Новые данные о возрасте суйфунской и усть-суйфунской свит (Западное Приморье) // Тихоокеанская геология. 1988. № 4. С. 92—100.
- Решения IV Междомственного регионального стратиграфического совещания по докембрию и фанерозою юга Дальнего Востока и Восточного Забайкалья. Региональная стратиграфическая схема палеогеновых и неогеновых отложений материковой части Дальнего Востока. Хабаровск, 1994. Схема 37. С. 1—34.
- Чавчавадзе Е. С. Изменение с возрастом морфологических признаков паренхимы вторичной древесины сосновых (*Pinaceae*) // Вопросы сравнительной морфологии семенных растений. Л., 1975. С. 165—190.
- Greguss P. Xylotomischer Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Budapest, 1955. 308 p.
- Greguss P. Fossil Gymnosperm Woods in Hungary from the Permian to the Pliocene. Budapest, 1967. 137 p.
- Süss H., Müller-Stoll W. R. Das fossile Holz *Pruninum gummosum* Platen emend. Süss u. Müller-Stoll aus dem Yellowstone Nationalpark und sein Parasit *Palaeophytobia prunorum* sp. nov. nebst Bemerkungen über Markflecke // 100 Jahre Arboretum (1879—1979). Berlin, 1980. S. 343—364.
- Suzuki M. Some fossil woods from the Palaeogene of Northern Kyushu, III // Bot. Mag. Tokyo, 1984. Vol. 97. P. 457—468.
- Suzuki M., Noshiro S. Flora of fossil woods excavated from Mutara-Hattori Site, Chiba Prefecture // Ann. Sci. Kanazawa Univ. 1985. Vol. 22. P. 11—69.
- Wheeler E. A., Landon J. Late Eocene (Chadronian) dicotyledonous woods from Nebraska: evolutionary and ecological significance // Rev. Palaeobot. Palynol. 1992. Vol. 74. P. 267—282.

SUMMARY

Piceoxylon pavlovskienae sp. nov., *Larix* aff. *olgensis* A. Henry, *Laricioxylon pavlovskienae* sp. nov. and *Cerasus* aff. *sargentii* (Rend.) Pojark. were identified by wood anatomy from Pliocene of the Southern Primory'e. The new fossil species *Piceoxylon pavlovskienae* is similar by the wood anatomy to the living spruces *Picea koraiensis* Nakai, *P. jezoensis* (Siebold et Zucc.) Carr. and *P. sitchensis* (Bong.) Carr., and *Laricioxylon pavlovskienae* to the living larches *Larix occidentalis* Nutt, *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. and *L. olgensis*. The Pliocene larch *Larix* aff. *olgensis* differs from the living *L. olgensis* only in its lack of helical thickenings occurring in the latter on walls of the vertical tracheids in a juvenile wood. The fossil species *Cerasus* aff. *sargentii* in contrary to the living *C. sargentii* has no traumatic intercellular canals. The developmental variability of the wood anatomy over the radius of the *Piceoxylon pavlovskienae* stem has been studied. As a result some regularities in development of the wood anatomy have been determined. All the main anatomical characters in *Piceoxylon pavlovskienae* are developed by the 35th growth ring, with the exception of tri-quadriseptate rays. These rays are formed after the 45th growth ring.

© Г. П. Яковлев,¹ Т. В. Егорова,² М. Ю. Гончаров³О ТИПИФИКАЦИИ РОДА *ALHAGI* (FABACEAE)G. P. YAKOVLEV, T. V. EGOROVA, M. YU. GONCHAROV.
ON TYPIFICATION OF THE GENUS *ALHAGI* (FABACEAE)^{1,3} С.-Петербургская государственная химико-фармацевтическая академия, кафедра фармакогнозии
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 14, тел. 234-57-29
E-mail: rector@spcra.ru² Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: egorova@herb.bin.ras.spb.ru
Поступила 30.05.2002

Впервые в качестве типа рода *Alhagi* (Fabaceae) указан *Hedysarum alhagi* (= *Alhagi maurorum*). Рассмотрен вопрос о лектотипификации *Alhagi maurorum* и правильном названии для вида *Alhagi*, произрастающего на территории бывшего СССР; выбран эпитип *A. maurorum* и лектотип *A. mannifera*. Даны номенклатурные комментарии, касающиеся названий *A. mannifera*, *A. pseudalhagi* и *A. camelorum*. Приведены номенклатурные цитаты.

Ключевые слова: Fabaceae, *Alhagi*, тип, лектотип, эпитип, *Alhagi maurorum*, *A. pseudalhagi*, *A. mannifera*.

Тип рода *Alhagi* Gagneb. (верблюжья колючка) не обозначен в известной сводке «Index nominum genericorum (plantarum)» (Farr et al., 1979), так же как и в ее постоянно дополняемой версии в Интернете (<http://rathbun.si.edu/botany/ing/>).

Типификация *Alhagi* впервые была произведена Л. И. Васильевой (1987) во «Флоре европейской части СССР». В качестве типа рода ею указана *A. mannifera* Desv., что, однако, является неправильным. Типом рода *Alhagi*, как будет показано ниже, может быть только *Hedysarum alhagi* L. (= *A. maurorum* Medik.).

Первое упоминание рода *Alhagi* имеется в работе J. Tournefort (1717) «Relation d'un voyage du Levant». С. Linnaeus (1753) в «Species plantarum» не принял турнефоровского рода *Alhagi* и поместил его в род *Hedysarum*, используя родовое название *Alhagi* для вида *Hedysarum alhagi* L. Долгое время авторство родового названия *Alhagi* приписывалось М. Adanson (1763). Лишь сравнительно недавно (Ball, 1968) было установлено, что приоритет в действительном обнаружении *Alhagi* принадлежит А. Gagnebin (1755). Протолог *Alhagi* Gagneb. включает краткий диагноз и комментарий, в котором отмечается, что Linnaeus относил *Alhagi* к роду *Hedysarum*. Таким образом, из протолога *Alhagi* ясно следует, что род *Alhagi* Gagneb. основан на *Hedysarum alhagi* L. Gagnebin не дал биномиала под родовым названием *Alhagi*, и поэтому типом данного рода несомненно следует считать единственный включенный в него вид — *Hedysarum alhagi* L. (= *Alhagi maurorum* Medik.).

Первым биномиалом в роде *Alhagi* является *A. maurorum* Medik. (Medikus, 1787). По-видимому, впервые это было установлено К. К. Шапаренко (Келлер, Шапаренко, 1933). Сделав правильный вывод о том, что «*Alhagi maurorum* эквивалентен линнеевскому виду», Шапаренко, однако, не принял в своем систематическом обзоре рода *Alhagi* название *Alhagi maurorum* Medik. Отказ от *A. maurorum* Шапаренко мотивировал следующим образом: «Мы не можем принять для египетско-аравийского вида название *A. maurorum* ввиду отсутствия гербарного образца, послужившего Медикусу для установления вида. Напротив, мы видим, что Медикус установил его на основании литературных данных, обняв при этом целый ряд различных видов» (Келлер, Шапаренко, 1933 : 152).

Мы имели возможность изучить работу Медикуса благодаря любезности д-ра S. Dressler, приславшего Г. П. Яковлеву ксерокопию этой редчайшей ныне публикации,¹ обнаруженной в библиотеке Сенкенбергского музея во Франкфурте. Медикус,

¹ Текст из нее, относящийся к *Alhagi*, воспроизведен в работе Келлера и Шапаренко (1933).

предложив в роде *Alhagi* биномиал *Alhagi maurorum*, расположил под ним название *Hedysarum alhagi* L., из чего следует, что *Alhagi maurorum* является новым названием — *nomen novum*, для *Hedysarum alhagi* L. Медикус не мог использовать эпитет «*alhagi*» для названия вида в роде *Alhagi*, так как в противном случае это привело бы к образованию тавтонома *Alhagi alhagi*, что неприемлемо.

Согласно положению статьи 7.3 «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (МКБН) (2001), которая является ретроактивной (т. е. имеет обратную силу), новое название (*nomen novum*) типифицируется типом более старого названия (в данном случае типом *Hedysarum alhagi*). Поэтому Медикусу для обнародования названия *Alhagi maurorum* не требовалось иметь гербарного экземпляра, и поэтому с мнением Шапаренко, отказавшегося принять название *Alhagi maurorum* «ввиду отсутствия гербарного образца» (см. приведенную выше цитату), нельзя согласиться. Не приняв названия *A. maurorum*, Шапаренко поместил его как *A. maurorum* р.р. в синонимы к *A. mannifera*, *A. graecorum* и *A. pseudalhagi*. Точке зрения Шапаренко последовали D. Chamberlain (1970) и K. Rechinger (1984) в обработках рода *Alhagi* во «Flora of Turkey» и «Flora iranica» соответственно.

Как самостоятельный вид *Alhagi maurorum* принят в работах I. Gruenberg-Fertig и M. Zohary (1970), R. Meikle (1977), S. Ali (1977) и Г. П. Яковлева (1979). Указанные авторы справедливо считают, что *A. maurorum* основан на *Hedysarum alhagi* и является *nomen novum* для последнего вида.

Резюмируя все сказанное выше, мы можем с полным основанием сделать вывод о том, что типом рода *Alhagi* Gagneb. является *Hedysarum alhagi* L. (= *Alhagi maurorum* Medik.). Но, согласно статье 10.1 МКБН (Международный..., 2001), типом названия рода является тип названия вида, хотя при цитировании типа рода достаточно привести только название вида. В связи с этим необходимо установить, что является типом *Hedysarum alhagi* L., и соответственно основанного на нем *Alhagi maurorum* Medik. Это важно не только для типификации рода *Alhagi*, но также и для решения непростого вопроса о том, к какому виду следует относить название *Alhagi maurorum*. В литературе существует 3 точки зрения, имеющие отношение к этому вопросу. Одна из них, принадлежащая К. К. Шапаренко (Келлер, Шапаренко, 1933), была рассмотрена нами выше. Шапаренко полагал, что у *A. maurorum* нет типа, и не принял этого названия. С. Linnaeus (1753) в протологе *Hedysarum alhagi* указал: «Habitat in Tataria, Persia, Syria, Mesopotamia» и привел 3 ссылки на работы К. Bauhin, G. Wheeler и L. Rauwolf, причем при ссылке на последнего автора процитирован рисунок в его работе. Оригинальное описание *H. alhagi* является очень кратким и мало способствует типификации вида, основанного на разнородном материале. Приоритет в лектотипификации *H. alhagi* принадлежит I. Gruenberg-Fertig и M. Zohary (1970), о чем мы узнали в феврале 2002 г. благодаря любезности S. Cafferty, члена Комитета по лектотипификации линнеевских названий растений (Committee on lectotypification of Linnaean plant names), приславшего ксерокопию статьи указанных авторов. До этого времени нам были известны связанные с типификацией *Alhagi* работы Meikle (1977) и Ali (1977). Поэтому рассмотрим сначала типификацию вида, содержащуюся в этих работах. Meikle (1977) в качестве типа *A. maurorum* (= *Hedysarum alhagi*) указывает экземпляр из Линнеевского гербария: «Herb. Linn. 921.1 (LINN)», отмечая, что он собран «Almost certainly from SE Russia, north of the Caspian». В примечании по поводу типификации вида Meikle пишет, что, хотя типовой экземпляр не имеет цветков и плодов, по общему виду он сходен с растениями *Alhagi*, обычно называемыми *A. camelorum* или *A. pseudalhagi*. Далее Meikle отмечает, что значок «€» на гербарном листе почти определенно означает, что типовой экземпляр был собран на территории Нижнего Поволжья в районе Саратова («around Saratov») и послан Линнее коллекторами Heinzelmann или Traugott Gerber. С предположением Meikle о месте сбора данного экземпляра согласуется указание в протологе «... in Tataria...». Однако в работе S. Savage (1945) «A catalogue of Linnaean herbarium» поясняется, что упомянутым выше значком обозначалась западная оконечность Азии. Поскольку территорию Нижнего По-

волжья, по-видимому, только с некоторой натяжкой можно отнести к данному региону, то нет уверенности, что типовой образец *Alhagi maurorum* собран в Нижнем Поволжье. На данном образце (фотография его на микрофише имеется в LE) рукою Линнея написано «1 Alhagi» (номер 1 соответствует порядковому номеру *Hedysarum alhagi* в работе Линнея «Species plantarum»), из чего следует, что обозначение этого образца в качестве типа вида является правомерным. Но названный образец является одним из элементов первоначального материала, послужившего Линнею для описания рассматриваемого вида. Другие элементы — это включенные в протолог *Hedysarum alhagi* ссылки на сочинения долинные авторов. Поэтому линнеевский образец № 921.1 должен быть квалифицирован как лектотип.

Полагая, что тип *A. maurorum* происходит с территории Нижнего Поволжья, где распространен *A. pseudalhagi* (= *Hedysarum pseudalhagi* Bieb.), описанный F. Bieberstein (1808) с кавказско-каспийских равнин и из южной Грузии («in planitiebus caucaso-caspicis et Iberiae meridionalis»), Meikle отождествил *A. pseudalhagi* с *A. maurorum*, поставив первое название в синонимы ко второму. Мнение Meikle в отношении типификации и интерпретации *A. maurorum* разделили S. Ali (1977) и Г. П. Яковлев (1979). Таким образом, для единственного вида *Alhagi*, произрастающего в южных районах бывшего СССР и известного как *A. pseudalhagi* (Bieb.) Desv. или *A. pseudalhagi* (Bieb.) Fisch., было предложено название *Alhagi maurorum* Medik.

Иная точка зрения на лектотипификацию *Hedysarum alhagi* L., на котором основан *Alhagi maurorum*, отражена в упомянутой выше работе I. Gruenberg-Fertig и M. Zohary (1970). Эти авторы указывают, что линнеевский образец *H. alhagi*, который принимается некоторыми авторами² как тип *Hedysarum alhagi*, представляет собой стерильное растение, которое может быть отнесено к любому из видов *Alhagi*, в то время как процитированный в протологе *H. alhagi* рисунок (tab. 94) из работы L. Rauwolf (1583), собранного растения в Сирии близ Алеппо, в точности соответствует виду *Alhagi*, произрастающему в Палестине, Сирии и других регионах. Кроме того, хранящийся в Лейдене гербарный экземпляр, с которого был сделан рисунок в работе Rauwolf, имеет, как сообщил названным выше авторам S. Ooststroom, волосистые завязи. Последний признак, по справедливому замечанию Gruenberg-Fertig и Zohary, свойствен только растениям *Alhagi*, обитающим в их регионе (т. е. в Палестине и Сирии), и отсутствует у *A. pseudalhagi*. В качестве лектотипа *H. alhagi* Gruenberg-Fertig и Zohary выбрали рисунок из работы Rauwolf и тем самым применили название *Alhagi maurorum* к растениям из Палестины, Сирии, Ирака и, возможно, по их предположению, к растениям других стран. Заметим, что косвенная лектотипификация *Hedysarum alhagi*, если можно так выразиться, была произведена Medikus (1787), который в качестве нового названия (nomen novum) для *Hedysarum alhagi* обнародовал *Alhagi maurorum*, что в переводе означает «верблюжья колючка мавров» (т. е. арабов), которые, как известно, не населяли территорию Нижнего Поволжья.

Выбор лектотипа *Hedysarum alhagi*, сделанный Gruenberg-Fertig и Zohary, должен быть принят, так как он приоритетен и не противоречит протологу. В качестве эпитипа, т. е. интерпретирующего типа (статья 9.7 МКБН (Международный..., 2001)) мог бы быть обозначен гербарный образец *Alhagi* из Лейдена, собранный Rauwolf и изображенный в его работе, процитированной в протологе *H. alhagi*. Но поскольку мы не видели данного образца, то в качестве эпитипа (он приведен ниже, при *A. maurorum*) нами был выбран эксикатный гербарный экземпляр из Ирака, на котором хорошо выражен основной идентифицирующий признак *A. maurorum* — опушенная завязь.

В связи с лектотипификацией, осуществленной Gruenberg-Fertig и Zohary, название *A. maurorum* следует применять к виду *Alhagi*, распространенному в странах

² Мы не нашли более ранних, чем в работах Meikle (1977) и Ali (1977), указаний в литературе, что в качестве типа *Hedysarum alhagi* принимается линнеевский образец. Не располагает такими сведениями и S. Cafferty, приславший Г. П. Яковлеву ксерокопию работы Gruenberg-Fertig и Zohary в ответ на просьбу сообщить данные о типификации *H. alhagi*.

Юго-Западной Азии и Сев. Африки и нередко называемому *A. mannifera*. Правильным названием для вида, произрастающего в южных регионах бывшего СССР, является *A. pseudalhari*.

Считаем уместным дать номенклатурные комментарии, касающиеся названий *Alhagi mannifera*, *A. pseudalhari* и *A. camelorum*. A. Desvaux (1813) привел в роде *Alhagi* два видовых названия «*Alhagi mannifera*» и «*Pseudalhari*». Первое из них является *nomen nudum*; оно не сопровождается описанием, а приведенный рисунок, на который имеется ссылка при родовом названии, подписан «*Alhagi*». Нет у Desvaux данных о типовом материале *A. mannifera* и сведений о распространении. Действительное обнародование этого названия было произведено только Б. А. Келлером и К. К. Шапаренко (1933), которые дали описание вида, но указали, что тип его неизвестен, хотя как авторы, ответственные за обнародование названия, они могли указать как тип любой из гербарных образцов, принадлежавших, по их мнению, к *A. mannifera*. Не был обозначен тип (лектотип) *A. mannifera* и последующими авторами, например, Chamberlain (1970) и Rechinger (1984). Поэтому мы сочли целесообразным сделать это в настоящей статье. В качестве лектотипа *A. mannifera* нами был предложен гербарный экземпляр из Египта, определенный Шапаренко как *A. mannifera* и изображенный при обнародовании этого названия (Келлер, Шапаренко, 1933). Выбранный лектотип (текст его этикетки приведен при номенклатурном абзаце *A. maurorum*) таксономически идентичен эпиту *A. maurorum*, поддерживающему лектотип этого названия, что делает очевидной конспекцифичность *A. mannifera* и *A. maurorum*. Таким образом, правильным названием для вида, к которому нередко применялось название *A. mannifera*, является *A. maurorum*. Ошибочность обозначения *A. mannifera* в качестве типа рода *Alhagi* во «Флоре европейской части СССР» (Васильева, 1987) была показана нами выше.

Второе видовое название — «*Pseudalhari*», приведенное в упомянутой работе A. Desvaux, рассматривается нередко как комбинация *A. pseudalhari* (Bieb.) Desv., основанная на *Hedysarum pseudalhari* Bieb., хотя у Desvaux нет ни прямой, ни косвенной ссылки на М. Биберштейна (Bieberstein, 1808). Meikle (1977) считает эту комбинацию *nomen nudum* и ее авторство приписывает Келлеру и Шапаренко. Ряд авторов (Gruenberg-Fertig, Zohary, 1970; Яковлев, 1979; Васильева, 1987) приводят ее как *A. pseudalhari* (Bieb.) Fisch. (1812, Cat. Jard. Gorenk.: 72). Однако Ф. Б. Фишер не сделал такой комбинации, а дал новое название *A. camelorum* Fisch., поставив в синонимы к нему *Hedysarum pseudalhari* Bieb. Из этого следует, что название Фишера является излишним (*nomen superfluum*) в номенклатурном отношении и, вследствие этого, незаконным. Что касается правомерности использования комбинации *A. pseudalhari* (Bieb.) Desv., то комбинации такого рода (т. е. без ссылки на базиним), сделанные до 1953 г., стали считаться действительно обнародованными только после введения в последнее издание МКБН (Международный..., 2001) нового номенклатурного правила, содержащегося в статье 33.2. Таким образом, комбинация *A. pseudalhari* (Bieb.) Desv. в соответствии с названной статьей является действительно обнародованной и может употребляться для обозначения произрастающего на нашей территории вида *Alhagi*.

Ниже мы приводим номенклатурные абзацы, относящиеся к роду *Alhagi* и видам *A. maurorum*, *A. pseudalhari*, с указанием синонимов и типов.

Род *Alhagi* Gagneb., 1755, Acta Helv. 2 : 59; P. W. Ball, 1968, Fl. Europ. 2 : 191; Яковлев, 1979, Бот. журн. 64, 12 : 1798; Л. Васильева, 1987, Фл. европ. части СССР, 6 : 81. — *Alhagi* Adans., 1763, Fam. Pl. 2 : 328, 514; Келлер и Шап., 1933, Сов. бот. 3—4 : 155; Шап., 1948, Фл. СССР, 13 : 367; Meikle, 1977, Fl. Cypr. 1 : 532.

Typus: *Hedysarum alhagi* L. (= *Alhagi maurorum* Medik.).

Alhagi maurorum Medik., 1787, Vorles. Churpf. Phys.-Oekon. Ges. 2 : 387; Gruenberg-Fertig a. Zohary, 1970, Israel Journ. Bot. 19 : 294. — *Hedysarum alhagi* L. 1753, Sp. Pl.: 745, p. p. — *Alhagi graecorum* Boiss., 1849, Diagn. Pl. Or. Nov. ser. 1, 9 : 114; Meikle, 1977, Fl. Cypr. 1 : 534. — *A. mannifera* Desv. ex Keller et Shap., 1933, Сов.

бот. 3—4 : 157; Desv., 1813, Journ. Bot. Appl. (Paris), 1 : 120, nom. nud.; D. F. Chamb. 1970, in Davis, Fl. Turk. 3 : 597; Rech. f. 1984, Fl. Iran. 157 : 472.

Описан с юго-востока Европейской России и из Юго-Зап. Азии («Habitat in Tataria, Persia, Syria, Mesopotamia»). Lectotypus est lectotypus speciei *Hedysarum alhagi* L. (Gruenberg-Fertig, Zohary, 1970 : 295): [lc.] «Rauwolf, 1583, Aig. Besch. Raiss Syr. etc., p. 173, tab. 94». Epitypus (Яковлев, Егорова, Гончаров, hic designatus): Ирак, «In graminosis insularum Tigridis pr. Mossul. 6 Sept. 1841. Th. Kotschy. Pl. allep. kurd. moss. Ed. Hohenacker. 1843» (LE).

Приводим лектотип *A. mannifera*, синонима *A. maurorum* (комментарий по поводу этой лектотипификации дан выше). Lectotypus (Яковлев, Егорова, Гончаров, hic designatus): «In Aegypto superiori, 1837, W. Schimper» (LE).

Распространение: Юго-Вост. Европа (юго-вост. Греция), Юго-Зап. Азия (Турция, Кипр, Сирия, Ливан, Израиль, Палестина, страны Аравийского п-ова, Ирак, Иран), Сев. Африка.

Alhagi pseudalhagi (Bieb.) Desv., 1813, Journ. Bot. Appl. (Paris), 1 : 120; Келлер и Шапаренко, 1933, Сов. бот. 3—4 : 162; Шапаренко, 1948, Фл. СССР, 13 : 368; Гроссг., 1949, Опред. раст. Кавк.: 153; P. W. Ball, 1968, Fl. Europ. 2 : 191; D. F. Chamb., 1970, in Davis, Fl. Turk. 3 : 597; Rech. f. 1984, Fl. Iran. 157 : 473; Л. Васильева, 1987, Фл. Европ. части СССР, 6 : 82, cum auct. comb. Fisch. — *Hedysarum pseudalhagi* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 174. — *Alhagi camelorum* Fisch., 1812, Cat. Jard. Gorenk. : 72, nom. superfl. — *A. maurorum* auct. non Medik.: Meikle, 1977, Fl. Cypr. 1 : 534; Ali, 1977, Fl. West Pakist.: 318; Яковлев, 1979, Бот. журн. 64, 12 : 1798.

Описан из Вост. Предкавказья и южной Грузии («in planitiibus caucaso-caspicis et Iberiae meridionalis»). Lectotypus (Келлер, Шапаренко, 1933 : 162): «e planitiibus caucaso-caspicis» (LE).

Распространение: юго-восток Европейской России, Кавказ, Казахстан, Туркменистан, Узбекистан, Таджикистан, Киргизия, Турция, Кипр, Иран, Афганистан, Пакистан, Китай (сев.-зап.: Джунгария, Кашгария), Монголия, Индия (сев.-зап.).

Лектотип *A. pseudalhagi* процитирован нами в соответствии с обозначением его Келлером и Шапаренко (1933 : 162). Единственный типовый экземпляр *A. pseudalhagi*, хранящийся в LE, снабжен этикеткой, написанной рукой М. Биберштейна «*Hedysarum alhagi*. Ex Tauria et planitiibus caucasicis». Поскольку *A. pseudalhagi* в Крыму не встречается, можно предположить, что названные авторы при цитировании лектотипа опустили указание на Крым (т. е. «ex Tauria...»). Заметим, что на данном экземпляре имеется пометка Ю. Л. Меницкого, что выбор лектотипа сделан Шапаренко во «Флоре СССР» (1948). В действительности же, как показано выше, выбор был осуществлен ранее.

A. pseudalhagi — полиморфный вид, который иногда разделяют на отдельные виды (Келлер, Шапаренко, 1933; Шапаренко, 1948) или на подвиды и разновидности (Яковлев, 1979). Вопрос о таксономической дифференциации *A. pseudalhagi* будет предметом отдельной статьи.

Благодарности

Выражаем искреннюю признательность д-ру S. Dressler, благодаря любезности которого мы смогли ознакомиться с очень редкой публикацией F. Medikus (1787), имеющейся в библиотеке Сенкенбергского музея во Франкфурте, а также д-ру S. Cafferty (Британский музей естественной истории), любезно приславшего ксерокопию статьи I. Gruenberg-Fertig и M. Zohary (1970), опубликованную в отсутствующем в наших библиотеках периодическом издании.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильева Л. И. Верблюжья колючка — *Alhagi Gagneb.* // Флора Европейской части СССР. Л., 1987. Т. 6. С. 81—82.

- Келлер Б. А., Шапаренко К. К. Материалы к систематическо-экологической монографии рода *Alhagi* Tourm. ex Adans. // Сов. бот. 1933. № 3—4. С. 150—185.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс). Пер. с англ. СПб., 2001. 210 с.
- Шапаренко К. К. Верблюжья колючка — *Alhagi* Adans. // Флора СССР. М.; Л., 1948. Т. 13. С. 367—373.
- Яковлев Г. П. Заметки по систематике рода *Alhagi* Gagneb. // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 12. С. 1794—1799.
- Adanson M. Familles des plantes. Paris, 1763. Pt 2. 640 p.
- Ali S. J. [Fam.] 100. *Papilionaceae* // Flora of West Pakistan. Karachi, 1977. 390 p.
- Ball P. W. *Alhagi* // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 191.
- Bieberstein F. A. M., von. Flora taurico-caucasica... Charkoviae, 1808. T. 2. 478 p.
- Chamberlain D. F. *Alhagi* Adans. / P. H. Davis (ed.). Flora of Turkey and the East Aegean islands. Edinburgh, 1970. Vol. 3. P. 596—597.
- Desvaux A. N. Précis des caractères de plusieurs de la famille de Légumineuses // J. Bot. Appl. (Paris). 1813. N 1. P. 118—127.
- Farr E. R., Leussink J. A., Stafleu F. A. Index nominum genericorum (plantarum). Utrecht, 1979. Vol. 1. 630 p.
- Gagnebin A. Observations faites sur le système des auteurs de Botanique et sur l'*Ophris minima* C. B. // Acta Helvetica, Phys.-Math.-Anatom.-Bot.-Med. Basileae, 1755. Vol. 2. P. 56—75.
- Gruenberg-Fertig I., Zohary M. Nomenclatural remarks on some plants of Palestine // Israel J. Bot. 1970. Vol. 19. P. 293—304.
- Linnaeus C. Species plantarum. Holmiae, 1753. 1200 p.
- Medikus F. K. *Alhagi* Tournef. / Versuch einer neuen Lehrart, die Pflanzen nach zwei Methoden... // Vorles. Churpf. Phys.-Oekon. Ges. 1787. Bd 2. P. 396—397.
- Meikle R. D. Flora of Cyprus. Kew, 1977. Vol. 1. 832 p.
- Rauwolf L. Aigentliche Beschreibung des Raiss ... Syriam, Judeam, Arabiam...etc. Laugingen, 1583. 487 p. + ill.
- Rechinger K. H. *Alhagi* / K. H. Rechinger (ed.). Flora iranica. Flora des iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge. Graz, 1984. N 157. P. 470—475.
- Savage S. A catalogue of the Linnaean herbarium. London, 1945. 225 p.
- Tournefort J. P. Relation d'un voyage du Levant ... Amsterdam, 1717. T. 1. 188 p.

SUMMARY

Hedysarum alhagi (= *Alhagi maurorum*) is for the first time cited as a type of the genus *Alhagi* (*Fabaceae*). The problems of the lectotypification of *Alhagi maurorum* and of the correct name of the *Alhagi* species from the former USSR are discussed. The epitype of *A. maurorum* and the lectotype of *A. mannifera* are designated. Nomenclature questions regarding the names *A. mannifera*, *A. pseudalhagi* and *A. camelorum* are clarified. Nomenclatural citations concerning the genus *Alhagi* and the species *A. maurorum* and *A. pseudalhagi* are given.

УДК 582.736

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 1

© Ч. Санчир

НОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДА *CARAGANA* (*FABACEAE*) ИЗ СРЕДНЕЙ АЗИИ

CZ. SANCZIR. NEW TAXA OF THE GENUS *CARAGANA* (*FABACEAE*) FROM THE MIDDLE ASIA

Институт ботаники Академии наук Монгольской Народной Республики

Улан-Батор

E-mail: ibot@mongol.net

Поступила 26.06.2002

Приводятся описания 2 новых разновидностей рода *Caragana* (*Fabaceae*) из Средней Азии: *C. decoricans* Hemsl. var. *hissarica* Sanz. и *C. turkestanica* Kom. var. *indurescens* Sanz.

Ключевые слова: *Caragana*, новые разновидности, Средняя Азия.

А. И. Пояркова (1945 : 361) во «Флоре СССР», в примечании к виду *Caragana acanthophylla* Kom., указала, что «в южной части системы Памиро-Алая, ряд

Acanthophyllae Pojark., по-видимому, представлен особым видом весьма близким к *C. acanthophylla* Kom., как об этом можно судить на основании единственного образца, собранного на южном склоне Гиссара, в бассейне р. Тупаланг (кишл. Чаш), который резко отличается от *C. acanthophylla* острыми, колочко-заостренными листочками с сильно выдающимися жилками. Образец собран уже в отцветшем состоянии, лишь с молодыми бобами, что лишает возможности составить о нем более полное представление. Провизорно присваиваем ему название *C. hissarica* Pojark. — sp. nov.».

Образец, намеченный Поярковой к описанию в качестве нового вида, В. Л. Комаров (1909: 278) отнес к *C. turkestanica* Kom., отметив при этом, что «резким диссонансом являются только две ветки, собранные Липским в ущелье Чаш, где, кроме того, были собраны и многочисленные типичные ветви. Эта отклоняющаяся форма бросается в глаза прежде всего обилием одеревенелых черешков, торчащих в стороны как у *C. spinosa*; зеленые листья много короче их, цветоножки также очень короткие, но чашечка и плод типичны. Такие ветви могли, как результат сильной инсоляции, появиться и на какой-либо части нормального куста, и потому я не берусь их выделять даже как разновидность». Далее он пишет: «Если же оказалось, что существует *Caragana*, постоянно дающая такие ветви, то ее пришлось бы выделить как еще особый вид того же ряда *Occidentales*».

Образец, о котором идет речь, впервые был идентифицирован В. И. Липским в 1897 г. как *C. decorticans* Hemsl., затем Комаровым (1909) как *C. turkestanica*, А. Г. Борисовой (1933, in sched. LE) как *C. acanthophylla*, а Поярковой (1940, in sched. LE) как *C. hissarica* mihi sp. nova.

Значительно позднее Пояркова (1966) и Ч. Санчир (1997) отнесли *C. hissarica* Pojark. (in sched.) к *C. decorticans*, а другие авторы — Г. П. Яковлев и О. А. Связева (1987) и Н. В. Горбунова (1987) — к *C. turkestanica*. Проведенный мною сравнительный анализ образцов *C. acanthophylla*, *C. decorticans* и *C. turkestanica* не подтвердил мнение последних авторов о таксономической принадлежности рассматриваемого образца из ущелья Чаш в Гиссарском хребте.

Данный образец с короткими крепкими, сильно древеснеющими колючками на удлинённых побегах, некрупными листочками в числе 2—4 пар более или менее напоминает *C. acanthophylla*, а благодаря наличию плотных желто-зеленых обратнойцевидно-продолговатых листочков с ясными жилками и перепончатой мелкой чашечки с острыми зубцами ближе стоит к *C. decorticans*.

Судя по рисунку, помещенному во «Flora Iranica» (Rechinger, 1984, tab. 63), гиссарское растение караганы габитуально и по числу листочков не отличается от образца *C. decorticans* Hemsl., собранного в Афганистане («10 km W. Ali Khel, in decl. argillosis, 2300 m, Breckle 2029»). Теперь я отношу образец караганы из ущелья Чаш к *C. decorticans*, как и Пояркова (1966), но выделяю его в качестве разновидности этого вида.

***Caragana decorticans* Hemsl. var. *hissarica* Sancz. var. nov. — *C. hissarica* Pojark., 1945, во Фл. СССР, 11: 361, nom. nud. — Foliorum petioli in ramis elongatis persistentes spiniformes indurati robusti brevi; foliola minuta obovato-oblonga, 2—4-juga flavo-viridia semicoriacea, venis pinnatis valde prominentibus, apice breviter acutata; calyx membranaceus dentibus acuto-triangularibus.**

Типус: «Asia Media, Buchara, Hissar (in angustis Tschasch in systemate fluminis Tupalang), 5200', 12 VI 1897, N 260, V. Lipsky» (LE).

Черешки листьев длинных побегов, остающиеся в виде коротких крепких колючек; листочки в числе 2—4 пар, мелкие, обратнойцевидно-продолговатые, желто-зеленые, полукожистые, с сильно выдающимися перистыми жилками на верхушке коротко-колюче-заостренные; чашечка перепончатая, с остро-треугольными зубцами.

Тип: «Средняя Азия, Бухара, Гиссар, ущелье Чаш (басс. реки Тупаланга), 5200', 12 VI 1897, N 260, В. И. Липский» (LE).

Наряду с описанной разновидностью среди образцов с Гиссарского хребта, собранных также В. И. Липским в 1896—1897 гг., довольно часто встречается промежуточная форма между *C. turkestanica* и *C. decorticans*, причем по внешнему виду и строению цветка она ближе к первому виду. Эта форма была выделена мной (Санчир, 1997 : 314) как *C. turkestanica* var. *indurescens* Sancez. Привожу здесь ее описание.

***Caragana turkestanica* Kom. var. *indurescens* Sancez. var. nov.** — Foliorum petioli in ramis elongatis ex parte persistentes spinosiformes indurati; foliola relative minuta, obovato-oblonga vel elliptica, glaucescentia et flavido-viridia; calyx minutus, tubuloso-campanulatus, basi non ampliatus; corolla ca. 20 mm lg.

Т y п у с: «Hissar, Truschbo, 5000', 30 VI 1896, V. Lipsky» (LE).

Черешки листьев удлинённых побегов, частично остающиеся в виде твердой колючки; листочки сравнительно мелкие, яйцевидно-продолговатые или эллиптические, сизовато- или желтовато-зеленые; чашечка мелкая, трубчато-колокольчатая, нерасширенная у основания; венчик около 20 мм дл.

Т и п: «Гиссар, Трюшбо, 5000', 30 VI 1896, В. И. Липский» (LE).

П а р а т и п ы (paratypes): Гиссарский хр., р. Варзоб, 5000', 7 VI 1896, В. И. Липский; там же, Пишан, 5200', 18 VII 1896, он же; там же, Сорбох, 5000', 23 VII 1896, он же; там же, Карш, 5700', 11 VI 1897, он же. — (LE).

Таким образом, ареалы *C. decorticans* и *C. turkestanica* перекрываются на Памиро-Алае, в Гиссарском хребте. Ареалы этих видов и близкого к ним *C. acanthophylla* лежат по линии 70° в. д., на относительно небольшом расстоянии друг от друга, что свидетельствует об их одновозрастности и о параллельном видообразовании в определенном историческом периоде.

Считаю уместным указать здесь, что образец из Памиро-Алая («Сев. макросклон Дарвазского хребта между Новобадом и Сарыпулем, 1913, А. Михельсон» — LE), определенный В. Л. Комаровым как *C. prainii* С. К. Schneid., принадлежит, на мой взгляд, к *C. turkestanica*. А. И. Пояркова (1945 : 365), основываясь на данном образце, привела *C. prainii* для флоры СССР. Однако этот описанный из Афганистана вид я считаю тождественным *C. turkestanica*, а не *C. decorticans*, как полагает ряд авторов (Rechinger, 1984; Яковлев, Связева, 1987).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горбунова Н. В. Роды карагана и калюфака из семейства бобовых в Киргизии. Фрунзе, 1987. 253 с.
Комаров В. Л. Монография рода *Caragana* // Тр. Петербургск. ботаников. 1909. Т. 29. Вып. 2. С. 177—388.
Пояркова А. И. Род карагана — *Caragana* Lam. // Флора СССР. М.; Л., 1945. Т. 11. С. 327—368.
Пояркова А. И. Новые таксоны флоры СССР // Нов. сист. высш. раст. Л., 1966. Т. 3. С. 266—271.
Санчир Ч. Род *Caragana* Lam. (систематика, экология, география, история развития и хоз. значение). Дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1997.
Яковлев Г. П., Связева О. А. Заметки о видах секции *Caragana* рода *Caragana* Lam. (*Fabaceae*) // Нов. сист. высш. раст. Л., 1987. Т. 24. С. 124—132.
Rechinger K. Genus *Caragana* // Flora Iranica. Graz, 1984. N 157. P. 83—88.

SUMMARY

Descriptions of 2 new varieties of *Caragana* from the Middle Asia are given: *C. decorticans* Hemsl. var. *hissarica* Sancez. and *C. turkestanica* Kom. var. *indurescens* Sancez.

© Л. А. Асеева

**НОВАЯ РАЗНОВИДНОСТЬ И НОВЫЕ КОМБИНАЦИИ В РОДЕ
VERONICA (SCROPHULARIACEAE) ФЛОРЫ РОССИИ**L. A. ASEYEVA. NEW VARIETY AND NEW COMBINATIONS IN THE GENUS *VERONICA*
(*SCROPHULARIACEAE*) OF FLORA OF RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Факс: (812) 234-45-12

E-mail: asejeva@mailbox.alkor.ru

Поступила 20.06.2002

Описана новая разновидность *Veronica gentianoides* var. *eglandulosa*. Сделаны новые комбинации в ранге секции, подвида и разновидности.

Ключевые слова: *Veronica*, систематика.

Для представителей полиморфного вида *Veronica gentianoides* Vahl, распространенного преимущественно на Кавказе, обычным является довольно густое железистое опушение всего растения или его верхней части. Однако отдельные представители этого вида, встречающиеся на Гимринском хребте, опушены в верхней части простыми, без железистых головок, волосками, а в нижней части лишены опушения. Подобные экземпляры встречаются также в бассейне р. Урупа. Мы описываем их в качестве новой разновидности.

***Veronica gentianoides* Vahl var. *eglandulosa* Assejeva var. nov.**

A varietate typica pubescentia in plantae dimidio superiore, e pilis eglandulosis composita, densa vel sparsa differt.

Typus: «Daghestanica ASSR, distr. Buynaksk, pars orientalis jugi Gimrici, ad occidentem a pago Verkhneye Kazanishche, declivia aperta schistosa faucis partis inferioris, 7 VI 1961, N 404, N. Tzvelev, S. Czerepanov, G. Nepli, A. Bobrov» (LE).

От типовой разновидности отличается густым или рассеянным, состоящим из простых волосков, опушением верхней половины растения.

Тип: «Дагестанская АССР, Буйнакский р-н, вост. часть Гимринского хребта к западу от с. Верхнее Казанище. Открытые щебнистые склоны верхней части ущелья, 7 VI 1961, № 404, Н. Н. Цвелёв, С. К. Черепанов, Г. Н. Непли, А. Е. Бобров» (LE).

В нашей работе (Асеева, 2002) был сделан ряд новых комбинаций, относящихся к разным внутриродовым подразделениям *Veronica*. Здесь мы предлагаем 2 новые комбинации в ранге секции.

***Veronica* sect. *Montanae* (Boriss.) Assejeva comb. nov.** — *V. sect. Chamaedrys* ser. *Montanae* Boriss., 1955, во Фл. СССР, 22 : 455. — *V. sect. Veronica* subsect. *Montanae* (Boriss.) A. Jelen., 1977, Бюл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол. 82, 1 : 153, p. p.; id. 1978, Сист. и геогр. вероник СССР: 132, p. p.; Асеева, 2002, Нов. сист. высш. раст. 34 : 165, pro subsect. sect. *Scutellatae*, p. p. — *V. sect. Veronica* subsect. *Urticifoliae* (Boriss.) A. Jelen., 1977, l. c., p. p.; id. 1978, Сист. и геогр. вероник СССР: 148, p. p.; Асеева, 2002, Нов. сист. высш. раст. 34 : 165, pro subsect. sect. *Scutellatae*, p. p.

Typus: *V. montana* L.

***Veronica* sect. *Pellidosperma* (E. B. J. Lehm.) Assejeva comb. nov.** — *V. sect. Alsinebe* groupe *Pellidosperma* E. B. J. Lehm., 1910, Zeitchr. Bot. 2 : 599. — *V. sect. Alsinebe* subsect. *Pellidosperma* (E. B. J. Lehm.) Stroh, 1942, Beih. Bot. Centralbl. 61, B, 3 : 399, cum auct. basion. Römpf; A. Елен., 1977, Бюл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол. 82, 1 : 158; id. 1978, Сист. и геогр. вероник СССР: 205; Асеева, 2002, Нов. сист. высш. раст. 34 : 171, pro subsect. sect. *Subracemosae*.

Lectotypus (Еленевский, 1977): *V. praecox* All.

В. Trávníček (2000) установил, что названием *Pseudolysimachion longifolium* (= *Veronica longifolia*) обычно обозначают 2 разных вида: азиатский *Pseudolysimachion longifolium* (L.) Opiz (= *V. longifolia* L.) и преимущественно европейский *Pseudolysimachion maritimum* (L.) Á. et D. Löve (= *V. maritima* L.). В нашей работе (Асеева, 2002) *V. longifolia* s. l. также представлен 2 видами: *V. pseudolongifolia* Printz, соответствующий *V. longifolia* L. в работе Trávníček, и *V. longifolia* L., который Trávníček обозначил как *V. maritima* L. Мы принимаем точку зрения Trávníček и сожалеем, что с опозданием прочитали его работу. Однако мы не выделяем род *Pseudolysimachion* из состава *Veronica*. Нами предлагаются следующие новые комбинации.

V. longifolia L. subsp. longifolia var. taigischensis (Stepanov) Assejeva comb. nov. — *V. taigischensis* Stepanov, 1997, Бот. журн. 82, 9 : 93. — *Pseudolysimachion taigischense* (Stepanov) Holub, 1998, Preslia, 70, 2 : 109. — *V. pseudolongifolia* subsp. *pseudolongifolia* var. *taigischensis* (Stepanov) Assejeva, 2002, Нов. сист. высш. раст. 34 : 161.

V. longifolia L. subsp. sachalinensis (Yamazaki) Assejeva comb. nov. — *V. sachalinensis* Yamazaki, 1952, Journ. Jap. Bot. 27 : 62. — *Pseudolysimachion sachalinense* (Yamazaki) Yamazaki, 1968, Journ. Jap. Bot. 43, 10—11 : 411. — *V. pseudolongifolia* subsp. *sachalinensis* (Yamazaki) Assejeva, 2002, Нов. сист. высш. раст. 34 : 161.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Асеева Л. А. Система рода *Veronica* L. (*Scrophulariaceae*) флоры России // Нов. сист. высш. раст. СПб., 2002. Т. 34. С. 159—173.
 Еленевский А. Г. Система рода *Veronica* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. № 1. С. 149—160.
 Trávníček B. Notes on the taxonomy of *Pseudolysimachion longifolium* complex (*Scrophulariaceae*) // Thaiszia. 2000. Vol. 10. N 1. P. 1—26.

SUMMARY

The new variety, *Veronica gentianoides* var. *eglandulosa*, is described. New combinations are made of the rank of section, subspecies and variety.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29

© М. П. Журбенко

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ЛИШАЙНИКОВ (*LICHENES*) ИЗ
РЕСПУБЛИКИ САХА-ЯКУТИЯ И МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИM. P. ZHURBENKO. NEW AND RARE LICHEN SPECIES (*LICHENES*) FROM SAKHA-YAKUTIYA REPUBLIC
AND MAGADAN REGIONБотанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс: (812) 234-45-12
E-mail: zhurb@MZ3838.spb.edu
Поступила 25.03.2002

Приведены данные о 54 видах и 2 подвидах лишайников, из которых 27 видов и 2 подвида являются новыми для Республики Саха-Якутия и/или Магаданской обл. России, и 4 вида (*Psora luridella*, *P. tenuifolia*, *P. vallesiaca*, *Toninia verrucarioides*) — новыми для России.

Ключевые слова: флористические находки, лишайники, Республика Саха-Якутия, Магаданская обл., Россия.

Лихенофлоре Республики Саха-Якутия (далее Якутия) и Магаданской обл. России посвящен целый ряд работ. Лишайники Алдано-Индибирского междуречья изучались Л. Н. Порядиной (1998, 1999а, б, 2001), лесостепных ландшафтов среднего течения р. Индигирки — Л. И. Бредкиной и И. И. Макаровой (Афонина и др., 1980), сведения о лишайниках бассейнов рек Лены, Яны и Индигирки содержатся в работах А. М. Окснера (1939, 1940а, б, в). Сведения об арктической лихенофлоре этих регионов обобщены в сводке Andreev et al. (1996). Однако в целом данная обширная территория остается до сих пор недостаточно изученной в лихенологическом отношении. Об этом свидетельствует, например, тот факт, что в диссертации Порядиной (2000), посвященной лихенофлоре Алдано-Индибирского междуречья 97 из 392 видов приводятся впервые для Якутии.

Основой для данной публикации послужила коллекция лишайников, собранная автором в горно-таежных районах Якутии и Магаданской обл. России в 1992 г. Дополнительные материалы были собраны в 1998 г. в дельте Лены, а также выявлены в коллекции лишайников И. И. Макаровой из Якутии. Обработка лишайников родов *Boreoplaca*, *Gypsoplaca*, *Miriquidica*, *Psora* и *Toninia* была проведена автором в гербарии Университета Осло. Лишайники сем. *Physciaceae* были ревизованы в гербарии Университета Уппсалы. Морфология и анатомия лишайников изучались стандартными микроскопическими методами. Лишайниковые вещества определялись методом тонкослойной хроматографии (White, James, 1985). Цитируемые образцы хранятся в гербариях Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН в С.-Петербурге (LE), Оттавы (CANL), Эссена (ESS), Граца (GZU), Хельсинки (H), Мюнхена (M), Осло (O), Уппсалы (UPS) и гербарии O. Breuss в Вене.

Основные пункты сбора лишайников

Республика Саха-Якутия

1 — 165 км ЮЗ от Якутска, правый берег р. Лены между Синском и Тит-Ары, Ленские столбы, 61°04' с. ш., 127°29' в. д., выс. 100 м над ур. м.; 2 — Оймяконский улус, 9 км ЮЗ от пос. Усть-Нера,

хр. Черского, правый берег р. Индигирки, 64°30' с. ш., 143°10' в. д., выс. 600—1000 м над ур. м.; 3 — Оймяконский улус, 8 км ЮЗ от пос. Усть-Нера, хр. Черского, гора Два Брата, 64°31' с. ш., 143°08' в. д., выс. 900—1350 м над ур. м.; 4 — Оймяконский улус, 8 км ССЗ от пос. Усть-Нера, хр. Черского, правый берег р. Индигирки, 64°38' с. ш., 143°20' в. д., выс. 500—600 м над ур. м.; 5 — Оймяконский улус, 22 км ССВ от пос. Усть-Нера, хр. Черского, левый берег р. Индигирки, 64°46' с. ш., 143°18' в. д., выс. 480 м над ур. м.; 6 — Оймяконский улус, 36 км С от пос. Усть-Нера, хр. Черского, правый берег р. Индигирки, 64°54' с. ш., 143°18' в. д., выс. 460—500 м над ур. м.; 7 — Оймяконский улус, 7 км С от пос. Предпорожный, хр. Черского, правый берег р. Индигирки, 65°03' с. ш., 143°09' в. д., выс. 450—480 м над ур. м.; 8 — Момский улус, 7 км ЮЮВ от пос. Тюбелях, хр. Черского, левый берег р. Индигирки, 65°18' с. ш., 143°10' в. д., выс. 440—490 м над ур. м.; 9 — Момский улус, окр. пос. Тюбелях, хр. Черского, правый берег р. Индигирки, 65°19' с. ш., выс. 440—800 м над ур. м.; 10 — Момский улус, 21 км ЗСЗ от пос. Тюбелях, хр. Черского, правый берег р. Индигирки перед Момскими порогами, 65°25' с. ш., 142°43' в. д., выс. 400—480 м над ур. м.; 11 — Момский улус, 43 км СЗ от пос. Тюбелях, хр. Черского, левый берег р. Индигирки, Момские пороги, 65°42' с. ш., 142°39' в. д., выс. 300—320 м над ур. м.; 12 — Момский улус, 45 км СЗ от пос. Тюбелях, хр. Черского, левый берег р. Индигирки, Момские пороги, 65°43' с. ш., 142°46' в. д., выс. 300 м над ур. м.; 13 — Момский улус, 48 км ССЗ от пос. Тюбелях, хр. Черского, правый берег р. Индигирки за Момскими порогами, 65°48' с. ш., 142°53' в. д., выс. 200—300 м над ур. м.; 14 — Момский улус, 52 км ССЗ от пос. Тюбелях, хр. Черского, левый берег р. Индигирки за Момскими порогами, 65°50' с. ш., 142°54' в. д., выс. 300—440 м над ур. м.; 15 — Момский улус, 55 км ССЗ от пос. Тюбелях, хр. Черского, правый берег р. Индигирки за Момскими порогами, 65°51' с. ш., 143°01' в. д., выс. 200—300 м над ур. м.

Магаданская область

16 — окр. пос. Сусуман, хр. Черского, 62°46' с. ш., 148°08' в. д., выс. 640 м над ур. м.; 17 — 10 км В от пос. Сусуман, хр. Черского, 62°50' с. ш., 148°25' в. д., выс. 650—700 м над ур. м.; 18 — 20 км ЮЮВ от пос. Оротукан, 62°06' с. ш., 151°51' в. д., выс. 610—650 м над ур. м.; 19 — 26 км Ю от пос. Мякит, Тальский перевал, 61°11' с. ш., 152°06' в. д., выс. 1100 м над ур. м.; 20 — 175-й км Магаданской трассы, перевал, 60°35' с. ш., 151°30' в. д., выс. 950 м над ур. м.

Аннотированный список видов

В приведенном ниже списке названия таксонов лишайников даны по Т. L. Esslinger (1997). Виды и подвиды, новые для Якутии, отмечены значком «*», новые для Магаданской обл. — «#», новые для России — «§». Сокращение: М. Ж. означает М. П. Журбенко.

Acarospora glaucocarpa (Ach.) Körber var. *glaucocarpa* — 13, на известняковых скалах, 20 VII 1992, М. Ж. 9280 (М), 9294b (CANL). Прежние местонахождения в Якутии: Алдано-Индигирское междуречье (Порядина, 2000), арктическое побережье и Новосибирские о-ва (Andreev et al., 1996).

A. schleicheri (Ach.) A. Massal. — 13, на песчанистой почве в массиве известняков, 20 VII 1992, М. Ж. 9288 (М), 9299b (CANL). Среднее течение р. Индигирки, степное урочище Эбе около устья р. Иньяли — левого притока р. Индигирки, на почве, 16, 20 VI 1976, И. И. Макарова (М). Прежние местонахождения в Якутии: Алдано-Индигирское междуречье (Порядина, 2000), среднее течение р. Индигирки, Момский улус (Афонина и др., 1980).

*#*Anamylopsora pulcherrima* (Vainio) Timdal — на скалах (обычно слоистых) или на песчанистых отложениях в этих скалах: 2, 11 VII 1992, М. Ж. 92238 (LE), 92272 (H); 3, 23 VII 1992, М. Ж. 92270 (GZU); 4, 13 VII 1992, М. Ж. 92240 (UPS), 92241 (ESS); 7, 15 VII 1992, М. Ж. 92244 (М); 8, 16 VII 1992, М. Ж. 92245 (H); 10, 18 VII 1992, М. Ж. 92237 (GZU); 11, 19 VII 1992, М. Ж. 92271 (LE); 12, 19 VII 1992, М. Ж. 92273; 15, 20 VII 1992, М. Ж. 92231; 18, 27 VII 1992, М. Ж. 92269 (CANL). Образцы М. Ж. 92238 и 92241 содержат алекториаловую кислоту.

Arthonia glebosa Tuck., syn. *Toninia groenlandica* Lynge emend. Bredkina — на песчанистой почве: 4, 13 VII 1992, М. Ж. 92362; 6, 14 VII 1992, М. Ж. 92215 (CANL, GZU, М); 10, 18 VII 1992, М. Ж. 92357 (ESS), 92358 (LE), 92399 (UPS), 92346 (H), 92409a. Среднее течение р. Индигирки, ее правобережье в 20 км вниз по течению от устья р. Иньяли, долина р. Ыстан-Юрях, на почве в степном сообществе, 27 VI 1976,

И. И. Макарова (М). Прежние местонахождения в Якутии: среднее течение р. Индигирки, Момский улус (Бредкина, 1980; образцы находятся в LE и нами проверены).

Boreoplaca ultrafrigida Timdal — на камне: 2, 11 VII 1992, М. Ж. 92159, 92160, 92161, 92162, 92164 (GZU, LE, M, UPS); 3, 23 VII 1992, М. Ж. 92154 (Topotype; ESS, H), 92157; 4, 13 VII 1992, М. Ж. 92156; 10, 18 VII 1992, М. Ж. 92163 (CANL, O); 18, 27 VII 1992, М. Ж. 92158 (LE). Вид недавно описан из района наших исследований (пункты 2 и 3; Timdal, 1994). К настоящему времени данный вид найден также в Приморском крае (Лазовский р-н, Лазовский заповедник, Сухой Лог, более или менее открытые скальные выходы среди тайги, выс. 700 м над ур. м., на скалах, 28 IX 1991, М. Ж. 914, LE, M), Бурятии: (Прибайкалье, хребет Хамар-Дабан; Урбанавичене, Урбанавичюс, 1999) и Забайкалье (хребет Хамбин, 8 км сев.-вост. от оз. Гусиное, 51°20' с. ш., 106°25' в. д., выс. 850 м над ур. м., г. Улабортой, скальные выходы среди тайги, 31 VII 1993, М. Ж. 9317, M).

**Bryonora rhypariza* (Nyl.) Poelt — на почве поверх валунов: 11, 19 VII 1992, М. Ж. 92208 (LE, UPS), 92209, 92210, 92211; 18, 27 VII 1992, М. Ж. 92300.

**Buellia elegans* Poelt — на песчанистой почве в массиве известняков: 13, 20 VII 1992, М. Ж. s. n.; 15, 20 VII 1992, М. Ж. s. n. Ранее этот вид был известен в России из Иркутской обл.: Ольхонский р-н, Маломорское побережье Байкала, в степных экотопах в местах выхода на поверхность карбонатных пород (Макрый, 1992).

**B. epigaea* (Pers.) Tuck. — 13, на песчанистой почве и мхах в массиве известняков, 20 VII 1992, М. Ж. 9283 (M).

Catapyrenium cinereum (Pers.) Körber — 13, на почве в массиве известняков, 20 VII 1992, М. Ж. 92192. Прежние местонахождения в Якутии: Новосибирские о-ва (Andreev et al., 1996).

**C. daedaleum* (Kremp.) Stein — 6, на песчанистой почве, 14 VII 1992, М. Ж. 92176 (LE).

**Chrysopsora testacea* (Hoffm.) M. Choisy — 1, на известняковых скалах и на отложениях мелкозема в этих скалах, 4 VII 1992, М. Ж. 92233, 92234 (UPS). Образцы содержат атранорин.

Cladonia nipponica Asah. — 18, на почве в горной тундре, 27 VII 1992, М. Ж. s. n. (H). Прежние местонахождения в Магаданской обл.: Тенькинский р-н (Андреев, 1978).

**Dimelaena oreina* (Ach.) Norman — на камне: 2, 11 VII 1992, М. Ж. 92397 (M), 92398 (H); 3, 23 VII 1992, М. Ж. 92383 (ESS), 92386 (UPS); 4, 13 VII 1992, М. Ж. 92385 (GZU); 7, 15 VII 1992, М. Ж. 92384 (LE). Все образцы содержат усниновую и стиктовую кислоты и, таким образом, относятся к химическому варианту V (Sheard, Ahti, 1975).

**Endocarpon adsurgens* Vainio — 13, на песчанистой почве в массиве известняков, 20 VII 1992, М. Ж. 92109 (herb. O. Breuss, Wien).

**E. psorodeum* (Nyl.) Blomb. et Forssell — 1, на известняковых скалах, 5 VII 1992, М. Ж. 92169 (LE).

E. pusillum Hedwig — на почве: 1, 5 VII 1992, М. Ж. 92180 (LE), 92181 (herb. O. Breuss, Wien; UPS); 4, 13 VII 1992, М. Ж. s. n.; 8, 16 VII 1992, М. Ж. 92175 (herb. O. Breuss, Wien); 13, 20 VII 1992, М. Ж. 92168 (LE), 92189 (LE), 92192a; 14, 20 VII 1992, М. Ж. 92267 (H); 17, 26 VII 1992, М. Ж. 92173. Прежние местонахождения в Якутии и Магаданской обл.: среднее течение р. Индигирки, Момский улус (Афони́на и др., 1980); Алдано-Индигирское междуречье (Порядина, 2000); арктическое побережье (Andreev et al., 1996).

E. subfoliaceum Tomin — на почве с растительными остатками; 1, 5 VII 1992, М. Ж. 92178 (herb. O. Breuss, Wien); 8, 16 VII 1992, М. Ж. 92174 (herb. O. Breuss,

Wien); 13, 20 VII 1992, М. Ж. 92168b (herb. O. Breuss, Wien), 92179 (herb. O. Breuss, Wien), 92193; 15, 20 VII 1992, М. Ж. 92183, 92194. Прежние местонахождения в Якутии: среднее течение р. Индигирки, Момский улус (Афони́на и др., 1980); Алдано-Индигирское междуречье (Порядина, 2000).

**Fulgensia fulgens* (Sw.) Elenkin — на песчанистой почве в массиве известняков: 13, 20 VII 1992, М. Ж. 9296b (CANL); 15, 20 VII 1992, М. Ж. 9272 (M).

**Glypholecia scabra* (Pers.) Müll. Arg. — 14, на известняковых скалах, 20 VII 1992, М. Ж. 92107 (CANL, LE, UPS).

**Gypsoplaca macrophylla* (Zahlbr.) Timdal — все образцы, кроме М. Ж. 92459, собраны на песчанистых отложениях на поросших кустарником и деревьями известняковых скалах вдоль берега реки, где они растут вместе с такими лишайниками как *Buellia elegans*, *Endocarpon* sp., *Fulgensia fulgens*, *Psora* sp., *Toninia* sp. и местами обильны: 9, на песчанистой почве в оstepненном участке, 16 VII 1992, М. Ж. 92459; 13, 20 VII 1992, М. Ж. 9274 (M), 9275 (M), 9276 (M), 9277 (M), 9284 (M), 92104 (CANL, UPS), 92260 (H), 92262, 92263, 92264, 92265 (M), 92266 (ESS); 14, 20 VII 1992, М. Ж. 92257 (LE), 92258 (GZU), 92259 (O); 15, 20 VII 1992, М. Ж. 92294.

**Lecidea diapensiae* Th. Fr. — 3, на отмерших листьях *Diapensia obovata* (Fr. Schmidt) Nakai в горной тундре, 23 VII 1992, М. Ж. 92461b, 92516 (M). Побережье моря Лаптевых, 3 км сев.-зап. Тикси, 71°39' с. ш., 128°45' в. д., выс. 70 м над ур. м., кустарничковая мохово-лишайниковая тундра на холме, на отмерших листьях *Diapensia obovata*, 24 VIII 1998, М. Ж. 98118 (M). Аскоспоры обычно 2-клеточные, реже простые, 11—14 × 3—4 мкм. *Lecidea diapensiae* не относится к роду *Lecidea* s. str.

**Lempholemma polyanthes* (Bernh.) Malme, syn. *L. myriococcum* (Ach.) Th. Fr. — 13, на отложениях песчанистой почвы на известняковых скалах, 20 VII 1992, М. Ж. 9291 (M).

#*Massalongia carnosa* (Dickson) Körber — 18, на стенках каньона с ручьем, 27 VII 1992, М. Ж. s. n.

Miriquidica ventosa (Vainio) Timdal — на скалах (обычно слоистых) или на отложениях мелкозема в скалах, вместе с *Lepraria* sp., *Massalongia carnosa*, *Melanelia* sp., *Stereocaulon* sp.: 2, 11 VII 1992, М. Ж. 92213 (O); 6, 15 VII 1992, М. Ж. 92246 (M), 92247, 92248; 7, 15 VII 1992, М. Ж. 92236; 10, 18 VII 1992, М. Ж. 92153; 18, 27 VII 1992, М. Ж. 92151, 92152 (CANL, ESS, GZU, H, LE, M, O, UPS), 92303. Все образцы стерильные и содержат мириквидовую кислоту и жирные кислоты. Соредиозный край лопастей слоевища не всегда выражен. Прежние местонахождения в Якутии — Оймяконский и Момский улусы, в Магаданской обл.: Ягодинский р-н (Timdal, 1993).

Mycobilimbia lobulata (Sommerf.) Hafellner — 13, на почве в массиве известняков, 20 VII 1992, М. Ж. 92356 (LE). Дельта р. Лены, сев.-зап. оконечность Приморского хр., 3 км вост. м. Крест-Тумса, 72°22' с. ш., 126°42' в. д., выс. 50 м над ур. м., дриадовая мохово-лишайниковая тундра на склоне холма, на почве, 4 VIII 1998, М. Ж. 98136 (M). Прежние местонахождения в Якутии: Новосибирские о-ва (Andreev et al., 1996).

Orphniospora moriopsis (A. Massal.) D. Hawksw. — 2, на камне, 11 VII 1992, М. Ж. 92286. Прежние местонахождения в Якутии: Томпонский улус, заказник «Сунтар-Хаята» (Порядина, 2001); арктическое побережье и Новосибирские о-ва (Andreev et al., 1996).

**Phaeophyscia denigrata* (Hue) Moberg — на камне, коре *Alnus* sp. и на высохших веточках *Rosa* sp.: 1, 4 VII 1992, М. Ж. 9213; 1, 5 VII 1992, М. Ж. 9214; 7, 15 VII 1992, М. Ж. 9215 (CANL).

#*P. hirsuta* (Mereschk.) Essl. — 16, на кope *Salix schwerinii* E. Wolf, местами обильна, 24 VII 1992, М. Ж. 923b (CANL).

Phaeorrhiza sareptana (Tomin) H. Mayrh. et Poelt var. *sphaerocarpa* (Th. Fr.) H. Mayrh. et Poelt — на песчанистой почве, частью в массивах известняков: 1, 4 VII 1992, М. Ж. 92435; 1, 5 VII 1992, М. Ж. 92338 (LE), 92339 (CANL), 92340 (UPS), 92404b, 4, 13 VII 1992, М. Ж. 92327 (LE); 6, 14 VII 1992, М. Ж. 92325; 9, 16 VII 1992, М. Ж. 92306; 10, 18 VII 1992, М. Ж. 92335, 92336 (H), 92337 (GZU); 13, 20 VII 1992, М. Ж. 9273 (M), 92101 (CANL, ESS), 92324 (M); 15, 20 VII 1992, М. Ж. 92394; 17, 26 VII 1992, М. Ж. 92328 (GZU), 92329 (M), 92330 (UPS), 92331 (O), 92332 (ESS), 92333. Прежние местонахождения *Phaeorrhiza sareptana* в Якутии: среднее течение р. Индигирки, Момский улус (Афони́на и др., 1980).

Physcia dimidiata (Arnold) Nyl. var. *ornata* (Nádv.) Moberg — 1, на мхах поверх камня, 3 VII 1992, М. Ж. 9244. Прежние местонахождения в Якутии: Томпонский улус, заказник «Сунтар-Хаята» (Порядина, 2001).

**Placidiodopsis pseudocinerea* Breuss — 1, на почве, 5 VII 1992, М. Ж. 92182 (LE).

Placidium squamulosum (Ach.) Breuss, syn. *Catapyrenium squamulosum* (Ach.) Breuss, *Dermatocarpella squamulosum* (Ach.) H. Harda — на песчанистой почве: 13, 20 VII 1992, М. Ж. 92110 (herb. O. Breuss, Wien); 17, 26 VII 1992, М. Ж. 92172 (LE). Прежние местонахождения в Якутии: Алдано-Индигирское междуречье (Порядина, 2000).

**Protoblastenia calva* (Dickson) Zahlbr. — 13, на известняковых скалах, 20 VII 1992, М. Ж. 9290 (M).

**P. cyclospora* (Hepp. ex Körb.) Poelt — 13, на известняковых скалах, 20 VII 1992, М. Ж. 9289 (M).

P. rupestris (Scop.) J. Steiner — 13, на известняковых скалах, 20 VII 1992, М. Ж. 9297b (CANL). Прежние местонахождения в Якутии: арктическое побережье, Новосибирские о-ва (Andreev et al., 1996).

Psora decipiens (Hedwig) Hoffm. — на песчанистой почве, преимущественно в массивах известняков: 1, 4 VII 1992, М. Ж. 92296; 1, 5 VII 1992, М. Ж. 92235 (UPS); 4, 13 VII 1992, М. Ж. 92243; 13, 20 VII 1992, М. Ж. 9295 (CANL, LE); 15, 20 VII 1992, М. Ж. 9271 (M), 92228. Нижнее течение р. Лены, Хараулахский хр., урочище Юрюнг-Кысам напротив о. Тиит-Ары, район отметки «377.0», 71°59' с. ш., 126°19' в. д., выс. 150 м над ур. м., береговые скальные обнажения, на мелкозем, 19 VIII 1998, М. Ж. 98124 (M). В образцах М. Ж. 92296, 92235, 92243 (LE), 92228, 9271 лишайниковые вещества не обнаружены, образец М. Ж. 9295 содержит гипосалаиновую кислоту. Прежние местонахождения в Якутии: бассейн р. Амги (Окснер, 1939); среднее течение р. Индигирки, Момский улус (Афони́на и др., 1980); арктическое побережье, Новосибирские о-ва (Andreev et al., 1996).

**P. elenkinii* Rassad. — на известняковых скалах и на отложениях мелкозема на этих скалах: 1, 4 VII 1992, М. Ж. 92232 (LE); 13, 20 VII 1992, М. Ж. 9286 (M), 9287 (M) 92102 (CANL, O). Лишайниковые вещества в данных образцах не обнаружены.

§*P. luridella* (Tuck.) Fink — на песчанистой почве: 4, 13 VII 1992, М. Ж. 92242, 92394; 9, 16 VII 1992, М. Ж. 92249 (UPS), 92334 (LE), 92250, 92251, 92299; 15, 20 VII 1992, М. Ж. 92230. Среднее течение р. Индигирки, степное урочище Эбе вблизи устья р. Иньяли — левого притока р. Индигирки, на почве, 19 VI 1976, И. И. Макарова (LE). В образцах М. Ж. 92242, 92251, 92230, исследованных с помощью тонкослойной хроматографии, лишайниковые вещества не обнаружены. По-видимому, *Psora luridella* достаточно обычна в пустынно-степных районах Азии. Так, нами были ревидованы многочисленные образцы данного вида из Монголии, хранящиеся в гербарии Л. Г. Бязрова в Ин-те проблем экологии и эволюции (ИПЭЭ РАН, Москва) и в гербарии Университета Осло (O).

§*P. tenuifolia* Timdal — 13, на песчанистой почве в массиве известняков, 20 VII 1992, М. Ж. 92103, 92261 (LE), 92262a, 92266b. Образцы М. Ж. 92103, 92261, 92262a, исследованные с помощью тонкослойной хроматографии, содержат норстиковую кислоту и цеорин.

§*P. vallesiaca* (Schaerer) Timdal — на песчанистой почве, преимущественно в массивах известняков: 7, 15 VII 1992, М. Ж. 92292 (O); 13, 20 VII 1992, М. Ж. 9285 (M), 92103b (CANL), 92262b, 92229 (O); 15, 20 VII 1992, М. Ж. 92222, 92225 (UPS), 92226, 92293. Образец М. Ж. 92292 содержит норстиковую кислоту, в образцах М. Ж. 92262b, 92229, 92222, 92225, 92226, 92293 лишайниковые вещества не обнаружены.

**Psorula rufonigra* (Tuck.) G. Schneider — на скалах, вместе со *Spilonema revertens* Nyl. и *Candelariella* sp.: 4, 13 VII 1992, М. Ж. 92203, 92205; 5, 14 VII 1992, М. Ж. 92208a; 7, 15 VII 1992, М. Ж. s. n.; 8, 16 VII 1992, М. Ж. 92206 (H, LE), 92301; 10, 18 VII 1992, М. Ж. 92202 (M, UPS), 92302; 11, 19 VII 1992, М. Ж. s. n.; 17, 26 VII 1992, М. Ж. 92207 (LE).

Pycnothelia papillaria Dufour — 3, на почве с растительными остатками, 23 VII 1992, М. Ж. 92150 (LE). Прежние местонахождения в Якутии: Томпонский улус, заказник «Сунтар-Хаята» (Порядина, 2001).

Rhizocarpon rittokense (Hellbom) Th. Fr. — на камне: 2, 11 VII 1992, М. Ж. 92239; 20, 28 VII 1992, М. Ж. 92268 (O). Прежние местонахождения в Якутии: арктическое побережье (Andreev et al., 1996).

**Schaereria cinereorufa* (Schaerer) Th. Fr. — 18, в моховой куртинке на скалах, 27 VII 1992, М. Ж. 92354 (O).

Spilonema revertens Nyl. — на скалах, вместе с *Psorula rufonigra*: 4, 13 VII 1992, М. Ж. 92203, 92205; 5, 14 VII 1992, М. Ж. 92208a; 7, 15 VII 1992, М. Ж. s. n.; 8, 16 VII 1992, М. Ж. 92206 (H), 92301; 10, 18 VII 1992, М. Ж. 92202 (M, UPS), 92302; 11, 19 VII 1992, М. Ж. s. n.; 17, 26 VII 1992, М. Ж. 92207. Прежние местонахождения в Якутии: среднее течение р. Индигирки, Момский улус (Афонина и др., 1980).

Squamarina lentigera (Weber) Poelt — 15, остепненный склон в массиве известняков, на песчанистой почве вместе с *Psora* spp., весьма обильно, 20 VII 1992, М. Ж. 9268 (M), 9269 (M), 9270 (M), 9298 (CANL, M, LE), 92387, 92388. Образец М. Ж. 9298 содержит усниновую кислоту. Данный вид ранее приводился для Якутии Е. Г. Копачевской (1971).

**Toninia alutacea* (Anzi) Jatta — 14, на мелкозем в известняковых скалах, вместе с *Toninia sedifolia*, 20 VII 1992, М. Ж. 92347a.

**T. cinereovirens* (Schaerer) A. Massal. — на мелкозем в скалах, часто вместе с синезелеными водорослями (*Stigonema*): 1, 5 VII 1992, М. Ж. 92402; 10, 18 VII 1992, М. Ж. 92366, 92367 (UPS), 92368 (M), 92369 (H), 92370 (GZU), 92371 (LE), 92372 (ESS); 15, 20 VII 1992, М. Ж. 92348 (CANL). Исследованные образцы несколько отличаются от описания данного вида, приведенного Timdal (1991). Их апотеции размером до 2 мм диам., эксципул под действием 10 % КОН дает фиолетовую окраску, а под действием 10 % HNO₃ становится винно-красным, а затем фиолетовым. Кроме того, образцы росли не непосредственно на скалах, а на мелкозем. *Toninia cinereovirens* ранее отмечалась в России только из Алтае-Саянской области; судя по карте ее ареала (Timdal, 1991, рис. 26), данные находки являются самыми северными в мире.

**T. physaroides* (Opiz) Zahlbr. — 1, на почве в массиве известняков, 5 VII 1992, М. Ж. 92403.

**T. rosulata* (Anzi) H. Olivier — 13, на мхах и мелкозем в известняковых скалах, 20 VII 1992, М. Ж. 9282 (M). Ранее данный вид был известен в России только с плато Путорана, Красноярский край (Журбенко, 2000).

T. sculpturata (H. Magn.) Timdal — на уплотненном мелкозем в известняковых скалах: 13, 20 VII 1992, М. Ж. 9279 (М); 14, 20 VII 1992, М. Ж. 92106 (CANL, Н, UPS), 92326 (GZU). *Toninia sculpturata* является редким видом, известным в России из двух местонахождений (Timdal, Zhurbenko, 1995). Данные находки являются дополнительными к приведенным ранее из района исследования.

T. sedifolia (Scop.) Timdal — на мхах и почве, преимущественно в массивах известняков: 1, 5 VII 1992, М. Ж. 92364 (Н), 92365 (LE), 92410, 92411; 12, 19 VII 1992, М. Ж. 92341 (М); 13, 20 VII 1992, М. Ж. 9281 (М), 92100 (CANL, UPS), 92407; 14, 20 VII 1992, М. Ж. 92347b. Прежние местонахождения в Якутии: Алдано-Индибирское междуречье (Порядина, 2000); арктическое побережье и Новосибирские о-ва (Andreev et al., 1996).

T. tristis (Th. Fr.) Th. Fr. subsp. *asiae-centralis* (H. Magn.) Timdal, syn. *Psora asiae-centralis* (H. Magn.) Golubk. — на почве: 1, 5 VII 1992, М. Ж. 92391a, 92404a; 9, 16 VII 1992, М. Ж. 92322. Все образцы относятся к химическому варианту IV (Timdal, 1991). Прежние местонахождения в Якутии: среднее течение р. Индигирки, Момский улус, степные сообщества (Афонина и др., 1980).

**T. tristis* subsp. *scholanderi* (Lynge) Timdal — на почве: 4, 13 VII 1992, М. Ж. 92361, 92363, 92406; 6, 14 VII 1992, М. Ж. 92216, 92217; 7, 15 VII 1992, М. Ж. 92344; 9, 16 VII 1992, М. Ж. 92405; 10, 18 VII 1992, М. Ж. 92353, 92355, 92408; 15, 20 VII 1992, М. Ж. 92407b. Все образцы относятся к химическому варианту III (Timdal, 1991).

**T. tristis* subsp. *tristis* — на почве, преимущественно в массивах известняков: 1, 5 VII 1992, М. Ж. 92391b; 10, 18 VII 1992, М. Ж. 92409b; 13, 20 VII 1992, М. Ж. 9278 (М), 92105 (CANL); 15, 20 VII 1992, М. Ж. 92407a. Все образцы относятся к химическому варианту I (Timdal, 1991).

§ *T. verrucarioides* (Nyl.) Timdal — 14, на известняковых скалах вместе с *Placynthium* sp., 20 VII 1992, М. Ж. 92321 (М), 92349 (UPS), 92351 (Н), 92352.

Благодарности

Работа автора в Университете г. Осло в 1995—1996 гг. осуществлялась при поддержке гранта норвежского фонда научных исследований (The Research Council of Norway). Работа в гербарии Университета г. Упсала в 1992 г. была поддержана грантом Шведского Института (The Swedish Institute). Большую помощь в обработке материала оказали доктора Е. Timdal, R. Moberg и О. Breuss, которым автор выражает свою глубокую признательность. Автор также благодарен И. И. Макаровой за разрешение использовать собранные ею материалы. Статья написана при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-49439).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев М. П. Лишайники стационара «Абориген» (Тенькинский район Магаданской области) // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 11. С. 1626—1632.
- Афонина О. М., Бредкина Л. И., Макарова И. И. Распределение лишайников и мхов в лесостепных ландшафтах в среднем течении р. Индигирки // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 1. С. 66—82.
- Бредкина Л. И. *Toninia groenlandica* Lynge em. Bredk. в лесостепных ландшафтах Якутской АССР // Новости систематики низших растений. 1980. Т. 17. С. 109—111.
- Журбенко М. П. Лишайники и лишенофильные грибы Путоранского заповедника // Флора и фауна заповедников. М., 2000. Вып. 89. 55 с.
- Копачевская Е. Г. *Squatrina* // Определитель лишайников СССР. Л., 1971. Вып. 1. С. 238—242.
- Макрый Т. В. Новые для флоры России лишайники из Байкальской Сибири // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 103—107.
- Окснер А. М. Лишайники бассейну рік Індігірки, Яни, Лени і Південного Прибайкалля. I // Журн. Ін-ту ботаніки АН УРСР. 1939. № 23 (31). С. 117—139.
- Окснер А. М. Лишайники басейну рік Лени, Яни, Індігірки та Південного Прибайкалля. II // Бот. журн. АН УРСР. 1940а. Т. 1. № 1. С. 77—100.

- Окснер А. М. Лишайники бассейну рік Лени, Яни, Індігірки та Південного Прибайкалля. III // Бот. журн. АН УРСР. 1940б. Т. 1. № 2. С. 313—324.
- Окснер А. М. Лишайники бассейну рік Індігірки, Яни, Лени і Південного Прибайкалля. IV // Бот. журн. АН УРСР. 1940в. Т. 1. № 3—4. С. 31—57.
- Порядина Л. Н. Новые и редкие виды лишайников флоры Азии // Новости систематики низших растений. 1998. Т. 32. С. 76—81.
- Порядина Л. Н. Лишайники Томпонского улуса Якутии // Бот. журн. 1999а. Т. 84. № 4. С. 66—72.
- Порядина Л. Н. Новые и редкие виды для лишенофлоры Якутии // Новости систематики низших растений. 1999б. Т. 33. С. 153—158.
- Порядина Л. Н. Лишенофлора Алдано-Индигирского междуречья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2000. 16 с.
- Порядина Л. Н. Лишайники заказника «Сунтар-Хаята» (Якутия) // Новости систематики низших растений. 2001. Т. 34. С. 167—176.
- Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. К флоре лишайников хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье) // Новости систематики низших растений. 1999. Т. 33. С. 161—171.
- Andreev M., Kotlov Y., Makarova I. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // Bryologist. 1996. Vol. 99. N 2. P. 137—169.
- Esslinger T. L. A cumulative checklist for the lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of the continental United States and Canada. North Dakota State University: <http://www.ndsu.nodak.edu/instruct/esslinger/chcklst/chcklst7.htm> (First Posted 1 December 1997, Most Recent Update 27 August 2001), Fargo, North Dakota.
- Sheard J. W., Ahti T. The lichen *Dimelaena oreina* in east-central Asia, with notes on its typification and chemical races // Ann. Bot. Fen. 1975. Vol. 12. P. 89—92.
- Timdal E. A monograph of the genus *Toninia* (Lecideaceae, Ascomycetes) // Opera Botanica. 1991. Vol. 110. P. 1—137.
- Timdal E. *Miriquidica ventosa* comb. nov., a rediscovered lichen // The Bryologist. 1993. Vol. 96. N 4. P. 616—618.
- Timdal E. *Boreoplaca ultrafrigida*, a new lichen genus and species from continental Siberia // Mycotaxon. 1994. Vol. 51. P. 503—508.
- Timdal E., Zhurbenko M. P. The distribution of *Toninia sculpturata* in Eurasia // Graphis Scripta. 1995. Vol. 7. N 1. P. 13—16.
- White F. J., James P. W. A new guide to microchemical techniques for the identification of lichen substances // British Lichen Society Bulletin. 1985. Vol. 57. P. 1—41.

SUMMARY

56 lichen taxa new or rare for Republic Sakha-Yakutiya and/or Magadan Region of Russia are listed. Four of them (*Psora luridella*, *P. tenuifolia*, *P. vallesiaca*, *Toninia verrucarioides*) are new to Russia.

УДК 582.392.2(470.1)

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 1

© Е. Н. Патова, З. Г. Улле

НАХОДКА *ISOËTES LACUSTRIS* (*ISOËTACEAE*) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

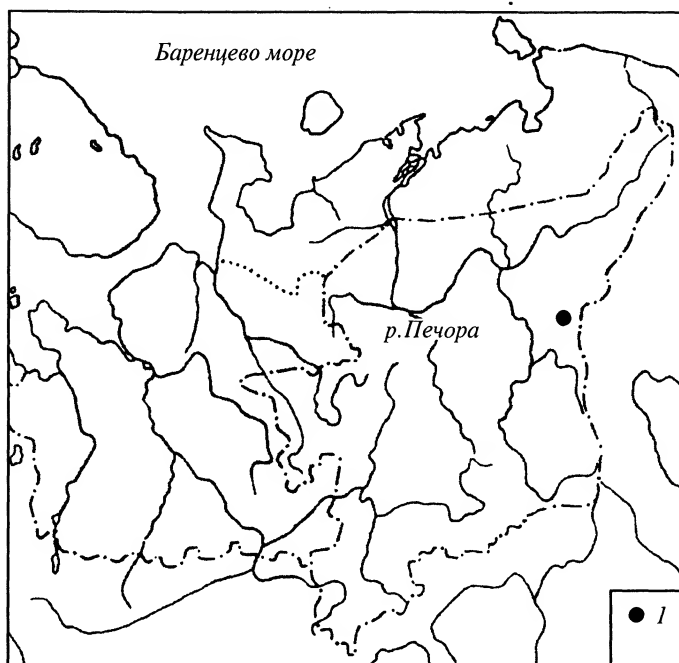
E. N. PATOVA, Z. G. ULLE. FINDING OF *ISOËTES LACUSTRIS* (*ISOËTACEAE*) IN THE NORTH-EASTERN
EUROPEAN RUSSIA

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167610 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
Поступила 24.12.2001

Приведены сведения о первой находке *Isoëtes lacustris* на Приполярном Урале в национальном парке «Югыд Ва». Дана краткая характеристика его местообитаний.

Ключевые слова: *Isoëtes lacustris*, Приполярный Урал.

Isoëtes lacustris L. во флоре северо-востока Европейской России (Архангельская обл., Ненецкий автономный округ, Республика Коми) был известен лишь по литературным данным (Перфильев, 1934). Гербарные образцы, документирующие



Местонахождение *Isoëtes lacustris* на северо-востоке Европейской России.

1 — озера в бассейне р. Малый Паток.

присутствие *I. lacustris* в этом регионе, до настоящего времени отсутствовали (Atlas..., 1972; Флора..., 1974). Данные о находках этого таксона на Северном Урале также отсутствуют (Горчаковский, Шурова, 1982). Из других видов этого рода во флоре региона отмечен только *Isoëtes echinospora* Durieu (*I. setacea* auct.), для которого известно всего 3 местонахождения (Флора..., 1974; Тетерюк, Канев, 2001).

I. lacustris — редкое растение (Горчаковский, Шурова, 1982; Лисицына, Папченков, 2000), занесенное в Красные книги РСФСР (1988), Архангельской области (1995), Карелии (1995) и Среднего Урала (1996).

Местонахождения *I. lacustris* были обнаружены на Приполярном Урале (см. рисунок) при проведении альгологических сборов на территории национального парка Республики Коми «Югыд Ва» 23—26 июня 2001 г. в четырех горных озерах (64°19' с. ш., 59°5' в. д.) бассейна р. Малый Паток (приток р. Печора второго порядка). Образцы данных сборов хранятся в Гербарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO) и переданы в Гербарий Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Обследованные озера имеют ледниковое происхождение, расположены в подножье невысоких горных вершин Приполярного Урала, большинство из них соединяются узкими протоками с рекой. Озера до 1—2.5 км в диам., для всех характерно наличие сложной береговой линии с заливами. Максимальная глубина озера достигала 10—16 м, средняя глубина 1.0—1.5 м. Грунт каменистый, песчано-илистый. Вода прозрачная зелено-голубого цвета, температура — 14.3—17.4 °C. Химический состав вод озера в основном формируется под влиянием тающих снежников, что определяет низкую минерализацию воды (11.3—15.6 мг/дм³) и гидрокарбонатно-кальциевый состав. На небольшое содержание органических веществ указывают цветность (6—12°) и бихроматная окисляемость (0—12.4 мг/дм³). В озерах концентрация минерального фосфора составила 0.003—0.004 мг/дм³ и аммонийного азота 0.04—0.5 мг/дм³. Значения pH находились в пределах от 6.95 до 7.1.

По берегам озера макрофиты развиты узкой каймой. В основном они представлены видами рода *Carex*, *Equisetum fluviatile* L., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb. и *Comarum palustre* L.

Isoëtes lacustris произрастает на дне озер с песчано-илистым грунтом (на глубине 0.4—1.5 м). Вид формирует монодоминантное растительное сообщество, которое занимает участки площадью в несколько квадратных метров. Совместно с ним произрастают *Potamogeton alpinus* Balb., *Batrachium* sp. Значительная часть растений имела спорангии с хорошо сформированными макроспорами.

Считаем необходимым внести *Isoëtes lacustris* в Список редких и охраняемых растений для территории Республики Коми.

Благодарности

Экспедиционные работы проводились в рамках международного проекта «Устойчивое развитие печорского региона в меняющихся условиях природы и общества (SPICE)» (INCO-COPERNICUS 2, контракт ICA2-СТ-2000-10018), координатор проекта доктор Р. Кухры, Арктический центр университета Лапландии. Мы признательны сотрудникам Института биологии Б. Ю. Тетерюку, О. В. Лавриненко и Л. Г. Хохловой за полезные советы по оформлению публикации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М., 1982. 208 с.
Красная книга Карелии. Петрозаводск, 1995. 286 с.
Красная книга Среднего Урала. Екатеринбург, 1996. 278 с.
Красная книга РСФСР. Т. 2. Растения. М., 1988. 590 с.
Лисицына Л. И., Папченко В. Г. Флора водоемов России: Определитель сосудистых растений. М., 2000. 237 с.
Перфильев И. А. Флора Северного края. Ч. 1. Архангельск, 1934. 160 с.
Тетерюк Б. Ю., Канев В. А. Новые сведения о распространении *Isoëtes setacea* (*Isoëtaceae*) на северо-востоке европейской части России // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 3. С. 121—123.
Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 1. Семейства *Polypodiaceae* — *Gramineae*. Л., 1974. 275 с.
Atlas florae europaeae. Distribution of vascular plants in Europe. Т. 1. *Pteridophyta* (*Psilotaceae* to *Azollaceae*). Ed. By J. Jalas et J. Suominen. Helsinki, 1972. 121 p.

SUMMARY

Isoëtes lacustris (*Isoëtaceae*) is for the first time recorded in the mountain lakes of the Northern Urals, at the upper Pechora River. Brief ecological characteristics of its habitats are given.

УДК 581.9 : 470.57

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 1

© А. А. Мулдашев

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В БАШКОРТОСТАНЕ (РОССИЯ)

A. A. MULDAŠEV. FLORISTIC RECORDS IN BASHKORTOSTAN (RUSSIA)

Институт биологии УНЦ РАН
450054 Уфа, Башкортостан, пр. Октября, 69
Факс (3472) 35-62-47
E-mail: seryam@anrb.ru

Приведены данные о распространении в Башкортостане 29 новых и 14 редких видов растений.
Ключевые слова: флористические находки, редкие виды, Башкортостан.

С момента выхода Определителя высших растений Башкирской АССР (1988, 1989) прошло более 10 лет. Продолжавшиеся в Республике Башкортостан (РБ) ботанические исследования выявили ряд местонахождений новых и редких для республики видов растений, которые приводятся в настоящем сообщении. Некоторые новинки выявились при критическом анализе фондов Гербария Института биологии (ИБ) УНЦ РАН (UFA), а также при просмотре материалов Гербария Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Названия приводимых ниже видов даны в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995) и новейшими таксономическими обработками во Флоре Восточной Европы (Камелин, 2001). Не указанные в Определителе высших растений Башкирской АССР (1988, 1989) виды отмечены звездочкой. Образцы хранятся в Гербарии ИБ (UFA). Имеющиеся дублиеты новых для республики видов переданы в Гербарий БИН (LE).

Athyrium distentifolium Tausch ex Opiz. Впервые для Башкирии вид был указан для г. Ирмель (Игошина, 1966). При изучении флоры Южно-Уральского государственного природного заповедника нами было выявлено, что этот вид довольно обычен в наиболее возвышенной части Южного Урала (хр. Зигальга, Кумардак, Машак и др.): Белорецкий р-н, ЮУПГЗ, юго-западный склон г. Куян-тау, среди курумников, 19 VII 1992, № 689, А. Мулдашев, А. Галеева, М. Гордеев; там же, южная оконечность хр. Машак, окрестности вершины 1383.2 м, подгольцовый пояс, еловое редколесье на осыпях, 30 VI 1996, № 129, А. Мулдашев, А. Галеева. Обычно встречается в довольно узкой полосе в нижней части подгольцового пояса среди осыпей под пологом леса. Нередко произрастает в непосредственной близости с *A. filix-femina* (L.) Roth.

**Cystopteris dickieana* R. Sim. Обнаружен в 11 пунктах в меридиональном участке течения р. Белой (на протяжении около 50 км) на Южном Урале: Кугарчинский р-н, в 8 км ниже устья р. Куккараук по левому берегу р. Белой, остепненные осыпи, 15 VII 1996, № 980; там же, в 4 км ниже бывшей д. Акаваз по правому берегу р. Белой, остепненные осыпи, 16 VIII 1996, № 986; Бурзянский р-н, в 0.1 км ниже устья р. Саргайлы по левому берегу р. Белой, осыпи, 17 VII 1999, № 211, А. Мулдашев; там же, левый берег р. Белой в 0.5 км выше устья р. Куккараук, склон юго-западной экспозиции, нижняя часть каменистой осыпи, 14 VIII 1999, В. Мартыненко; Мелеузовский р-н, г. Кунай по правому берегу р. Белой, осыпь, 20 VII 1999, № 250, А. Мулдашев; там же, правый берег р. Белой в 3 км ниже по течению от бывшей д. Акбута, каменистая осыпь, 15 VIII 1999; там же, правый берег р. Белой, урочище «Сандыкташ», каменистая осыпь, 17 VIII 1999, А. Соломещ, и др. образцы. Произрастает в своеобразных сообществах на затененных известняковых осыпях совместно с рядом других реликтовых и эндемичных видов: *Elytrigia reflexiaristata* (Nevski) Nevski, *Zigadenus sibiricus* (L.) A. Gray, *Schivereckia podolica* (Bess.) Andr. ex DC., *Astragalus clerceanus* Iljin et Krasch., *Thymus talijevii* Klok. et Shost., *Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvel. и др. В этих же сообществах была обнаружена типичная форма *Woodsia alpina* (Bolt.) S. F. Gray.: Кугарчинский р-н, в 8 км ниже устья р. Куккараук по левому берегу р. Белой, остепненные осыпи, 15 VIII 1996, № 980а, А. Мулдашев. Ранее в республике изредка обнаруживались лишь промежуточные формы с *W. ilvensis* (L.) R. Br. Для этих сообществ характерно мощное развитие бореальных мхов и лишайников, которые не допускают таяния льда под осыпями почти до середины лета. Пузырник Дайка здесь встречается в непосредственной близости от обычного на Южном Урале и внешне сходного с ним *C. fragilis* (L.) Bernh., однако занимает при этом иные станции. Он произрастает исключительно на задерненных осыпях, в то время как пузырник ломкий — преимущественно на скалах. Все указанные местонахождения вида находятся в зоне затопления строящегося Юмагузинского водохранилища. Ближайшие местонахождения *C. dickieana* — на Северном Урале (Флора..., 1974).

Polystichum braunii (Spenn.) Fée. В «Определитель...» (1988) был включен априорно. В настоящее время вид обнаружен в 3 пунктах по береговому откосам под пологом широколиственно-темнохвойных лесов на западном макросклоне Южного Урала: Архангельский р-н, ст. Равтау, на скалах по р. Инзер, VIII 1986, Р. Хазиахметов; Белорецкий р-н, в 0.5 км к востоку от с. Зуяково, хр. Зильмердак, обрывистые берега реки, 2 V 1988, № 3, А. Мулдашев; там же, западные отроги хр. Зильмердак, в 7 км выше с. Зуяково по р. Силегурга, елово-дубовый лес на северном склоне, 1 V 1989, № 9, А. Мулдашев.

Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et C. Mart. В РБ встречается преимущественно в горных тундрах в наиболее возвышенной части Южного Урала, реже там же и на Уфимском плато в темнохвойных и смешанных лесах. Обнаружены реликтовые местонахождения в лесостепной зоне на хр. Крыкты: Абзелиловский р-н, хр. Крыкты, вершина 1087.2 м, на тенистых скалах, 25 VI 2001, № 239; там же, г. Ширшилы-тау, ельник зеленомошный, 25 VI 2001, № 266, А. Мулдашев, А. Галеева, М. Гордеев. Следует заметить, что в последние годы на этом хребте и прилегающих к нему болотах обнаружены многочисленные местонахождения ряда других бореальных и горно-тундровых видов, которые, видимо, сохранились здесь с конца последнего оледенения: *Carex caucasica* Stev., *C. paupercula* Michx., *C. vaginata* Tausch, *Cypripedium guttatum* Sw., *Gypsophila uralensis* Less., *Anemonastrum biarmense* (Juz.) Holub., *Rhodiola iremlica* Boriss., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Oxalis acetosella* L. и др.

**Potamogeton friesii* Rupr. Выявлен при критическом анализе образцов Гербария ИБ. Образец *P. friesii* (Калтасинский р-н, с. Чумара) был неверно идентифицирован как «*P. obtusifolius* Mert. et Koch» и включен под этим названием в «Определитель...» (1966). В настоящее время *P. friesii* достоверно известен из 6 пунктов республики: Калтасинский р-н, завод Чумара, в воде озера, 10 VIII 1938, Е. Алисова, М. Зюрюнина; Баймакский р-н, в 1.5 км ниже с. Басаево, левый берег р. Худолаз, в воде, 18 VI 1989, № 643 а, А. Мулдашев; Салаватский р-н, в 2 км южнее с. Юкали, старица р. Ай, в воде, 3 VIII 1988, № 992, А. Мулдашев, А. Соломеш; Мелеузовский р-н, у г. Мелеуз, старица р. Белой, VII 1989, С. Петров (определил Н. Н. Цвелёв); Хайбуллинский р-н, пойма р. Таналык напротив с. Новый Зирган, старица р. Таналык, 21 VI 1984, № 688; там же, в 1 км выше с. Мамбетово по р. Макан, заводь со стоячей водой, 26 VI 1991, № 855, А. Мулдашев, А. Галеева.

**Ruppia maritima* L. Краснокамский р-н, около 20 км к югу от г. Нефтекамск, водоем с техногенным засолением, 20 VII 1992, А. Ишбирдин. Заносный вид, произрастающий на разливах рассолов, образующихся при авариях на нефтепромыслах.

**Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ. Нуримановский р-н, оз. Светлое (Билгиляр) у с. Нимислярово, отмель, 4 X 1989, № 1199, А. Мулдашев, А. Галеева. На этом же озере была обнаружена небольшая (около 0.5 га) популяция *Trapa sibirica* Fler., которая ранее здесь не произрастала. Видимо, сюда этот вид попал из соседнего оз. Упканныкуль (находящегося в 2 км) во время половодья и произрастает по сегодняшний день.

**Lemna gibba* L. Архангельский р-н, д. Орловка, старица со стоячей водой, 2 VII 1988, А. Соломеш.

Arrhenantherum elatius (L.) J. et C. Presl. Караидельский р-н, левый берег Павловского водохранилища, в 1.5 км к северо-востоку от д. Октябрьский, луг с доминированием *Anthoxanthum odoratum* L. и *Festuca pratensis* Huds, 16 VII 2001, А. Соломеш. Ранее на территории Башкирии обнаруживался лишь однажды и, видимо, как заносный вид (сборы А. К. Носкова 1917 г., г. Уфа). Настоящее указание райграса в естественных местообитаниях на Уфимском плато позволяет значительно отодвинуть восточную границу этого европейского вида.

Cleistogenes squarrosa (Trin.) Keng. В «Определителе...» (1966) для республики был указан по единственному гербарному образцу без точного указания местонахождения из Архангельского р-на. Возможно, здесь имеет место ошибка при этикетиро-

вании, так как в этом лесном районе нет подходящих условий для произрастания этого вида. В настоящее время достоверно обнаружен из 4 пунктов в песчаных степях: Баймакский р-н, в 3 км к северо-востоку от д. Баишево, степь, склон северной экспозиции (верхняя часть), 2 VIII 1989, А. Соломеш; Мелеузовский р-н, в 1 км к северо-востоку от д. Конаревки, каменная степь, 28 VII 1999, № 280; там же, в 0.8 км к востоку от г. Мелеуз, луговые степи, 1 VIII 1999, № 450, А. Мулдашев; Альшеевский р-н, г. Сатыр-тау у с. Кипчак-Аскарово, песчаная степь, 16 VII 2001, № 592, А. Мулдашев, А. Галеева.

**Elymus mutabilis* (Drob.) Tzvel. Упущен при составлении «Определителей...» (1966, 1988), хотя Н. Н. Цвелёвым (1976) цитируется образец из РБ для хр. Ирендык. В фондах Гербария ИБ выявлено еще одно местонахождение: Баймакский р-н, верховья р. Таналык, болото, 11 VIII 1953, И. Гуфранова. Образец относится к типовому подвиду.

**E. sibiricus* L. Пропущенный вид в «Определителях...» (1966, 1988), хотя имеется указание для Южного Урала (Цвелев, 1976). В фондах Гербария БИН хранятся 2 образца, собранные с территории Башкирии (Абзелиловский и Бурзянский р-ны). Отмечен в Среднем Предуралье и на Среднем Урале в прилегающих к Башкирии районах (Определитель..., 1994).

**Eremopoa songarica* (Schrenk) Roshev. Обнаружен в 5 пунктах на Южном Урале (Зилаирское плато): Хайбуллинский р-н, хр. Шайтан-тау, кв. 72 Усергановского лесничества, по обочине дороги, 20 VII 1991, № 600, А. Мулдашев, А. Галеева; Зианчуринский р-н, в 2 км к западу от д. В. Казарма, каменная степь, 15 VI 2000, № 155; там же, в 7 км по дороге от д. В. Казарма на б. д. Глинка, остепненный луг, 16 VII 2000, № 179; там же, в 2 км по дороге от б. д. Глинка на д. Каргалы, остепненный луг, 17 VI 2000, № 210, А. Мулдашев. Полусорный на Южном Урале вид явно имеющий тенденцию к дальнейшему расселению. Все обнаруженные растения отмечены на нарушенных выпасом местообитаниях и вдоль дорог. Всюду встречен в большом числе особей. Ближайшее указание относится к Губерлинским горам (Цвелев, 1976), однако при этом вид был пропущен для флоры Оренбургской обл. (Рябинина, 1998). В Оренбургской обл. нами этот вид также был обнаружен в Кувандыковом р-не в непосредственной близости от границ с РБ: в 5 км по дороге от с. Ибрагимово на с. Чураево, заболоченный луг у истока ручья, 9 VI 1987, № 252, А. Мулдашев, А. Галеева.

**Eriochloa villosa* (Thunb.) Kunth. Заносный вид: г. Уфа, остановка Озерная, пашня, 8 IX 1989, собрал и определил А. Ишбирдин.

**Hierochloë repens* (Host.) Beauv. При критическом переопределении образцов *H. odorata* (L.) Beauv., хранящихся в Гербарии ИБ, было выявлено, что часть образцов на самом деле принадлежат к другому виду — *H. repens*. Сборы были выполнены в Баймакском, Дюртюлинском, Уфимском и Хайбуллинском р-нах республики в степной и лесостепной зоне. В дальнейшем при полевых исследованиях нами был обнаружен еще ряд новых местонахождений данного вида: Хайбуллинский р-н, хр. Ирендык в 3 км от с. Мурзино к с. Матраево, ковыльно-типчаковая степь, по ложбинкам на глинистых солонцах, 24 VI 1984, № 886; Зианчуринский р-н, хребет по левому берегу р. Ассель в 3 км к западу от с. Абзано, восточный склон, овсецовая степь, 11 V 1985, № 171; Кугарчинский р-н, хребет в 5 км юго-западнее с. Назаркино, степной выгон, 10 V 1985, № 95; Хайбуллинский р-н, в 1 км к северу от п. Бурибай, каменная степь, 5 VI 1986, № 308, А. Мулдашев и др.; там же, в 6 км к юго-востоку от с. Н. Воздвиженка, урочище «Сукракские зимовья», солонцеватые степи, 21 VII 1996, № 441; Баймакский р-н, в 1 км к западу от с. Бахтигареево, луговая степь, 26 VI 1997, № 357, А. Мулдашев, А. Галеева; Зилаирский р-н, в 6 км к юго-востоку от д. Сосновка, остепненный луг, 19 VI 2000, № 245, А. Мулдашев. Всего к настоящему времени в республике известно более 20 местонахождений данного вида.

**Hordeum bogdanii* Wilensky. Обнаружен на юге Башкирии в 2 пунктах: Зианчуринский р-н, в 1 км на юго-запад от д. Мурзабаево, понижение на плато, 20 X 1934,

Ф. Шиблев (в фондах Гербария ИБ был определен как «*Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link.»); Куюргазинский р-н, в 2 км к востоку от с. Якупово, солончак, 29 VII 1999, № 347, А. Мулдашев и др.

**Leersia oryzoides* (L.) Sw. Обнаружен исключительно по отмелям и на влажных лугах по берегам рек Инзер, Лемеза, Сим и Уфа в 8 пунктах: Архангельский р-н, в 2 км от с. Абзаново, в русле реки около левого берега, 10 VII 1986; там же, в 2 км от с. Абзаново, остров, песчаная коса, 15 VII 1986; там же, в 0.5 км от ж.-д. ст. Равтау, заболачиваемое понижение возле насыпи, 25 VIII 1986; там же, в 1 км выше с. Абзаново по р. Инзер, прибрежный галечник, 23 VII 1988, № 730, А. Мулдашев; там же, р. Инзер у моста у с. Казанка, галечник, 25 VII 1988, № 805, Р. Хазихметов, А. Мулдашев; там же, левобережье р. Лемезы напротив б. д. Харьковки, галечник, 27 VII 1988, № 844, А. Мулдашев, А. Галеева; Уфимский р-н, г. Уфа, микрорайон Сипайлово, левый берег р. Уфы у переправы, котлован с глинистым грунтом, 10 IX 1995; там же, г. Уфа, микрорайон Сипайлово, правый берег р. Уфы по ул. Набережная, песчано-глинистая отмель, 28 IX 1997, А. Соломещ.

**Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel. subsp. *oklovii* Tzvel. Хайбуллинский р-н, в 1 км выше с. Мамбетово по р. Макан, колосняковый солонец, 26 VI 1991, № 805а, А. Мулдашев.

**Puccinellia gigantea* (Grossh.) Grossh. Обнаружен в 2 пунктах на крайнем юго-востоке РБ: Хайбуллинский р-н, западнее с. Мамбетово, солончаки, 5 VI 1953, И. Гуфранова; там же, пойма р. Таналык в 2 км южнее с. Новый Зирган, 21 VI 1984, № 695, А. Мулдашев, А. Галеева. Кроме того, в Гербарии БИН имеется образец, собранный в этом же районе в 1929 г.

**Schizachne callosa* (Turcz. ex Griseb.) Ohwi. Обнаружен в одном пункте: Краснокамский р-н, в 2 км от с. Саузбашево к с. Саклово, елово-пихтовый лес осоковый, 13 VII 1994, № 471, А. Мулдашев, А. Галеева. Ближайшим местонахождением являлась находка вида в 1927 г. С. Ю. Липшицем на границе с РБ в окр. г. Аши (Челябинская обл.) (Определитель..., 1966). Здесь вид в результате пожара исчез, но повторно был найден на горе Жукова Шишка у г. Аши (Куликов, 1998). Распространение вида в республике не изучено, по-видимому, редок и нуждается в охране.

**Carex media* R. Br. Известно одно местонахождение: Учалинский р-н, Карагужинское болото по левому берегу р. Белой в ее верховьях, ельник сфагновый, 21 VI 1992, № 556, А. Мулдашев и др. Образец определен Т. В. Егоровой.

Carex serotina Mérat. В РБ был известен с одного пункта в Месягутовской лесостепи на Озерском болоте, богатом известью. Обнаружен на нехарактерной стадии — мезотрофном болоте в горно-лесной зоне республики: Учалинский р-н, Тюлюкское болото, осоково-сфагновое мочажинное болото, 14 VIII 2001, № 824, А. Соломещ, А. Мулдашев. Произрастает в сообществе с *Trichophorum alpinum* (L.) Pers., *Carex rostrata* Stokes, *C. limosa* L., *Utricularia intermedia* Hayne, *Drosera anglica* Huds., *Menyanthes trifoliata* L. и др.

Lloydia serotina (L.) Reichenb. Очень редкий, реликтовый на Южном Урале вид, указанный только для гор Б. Яман-тау и М. Иремель. Нами было обнаружено еще одно местонахождение, где произрастали единичные растения: Белорецкий р-н, ЮУГПЗ, хр. Машак, г. Медвежья, горная тундра, 8 VII 1998, № 210, А. Мулдашев.

Allium microdictyon Prokh. Указан для республики (Определитель..., 1988) без ссылок на гербарные сборы для Карандельского р-на и ошибочно для Салаватского р-на (вид на самом деле встречается на сопредельной территории в Челябинской обл.). Нами гербаризирован в следующих пунктах: Белокатайский р-н, в 8 км от с. Ногуши к северу, кв. 14 Карлыхановского л-ва, липняк снытевый, 9 VI 1993, № 212, А. Мулдашев, А. Галеева, М. Гордеев; Белорецкий р-н, перевальная точка хр. Зильмердак по трассе в 10 км к северу от п. Инзер, березняк сфагновый, 21 VII 1998, № 233, А. Мулдашев, А. Галеева. Как редкий вид включен в республиканскую Красную книгу (Красная книга..., 2001).

Allium nutans L. Сибирский вид, произрастает в немногих пунктах на Среднем Урале и в Башкирском Зауралье. Все немногочисленные местонахождения относятся к равнинам и мелкосопочникам Зауралья. Нами обнаружен собственно на Южном Урале: Абзелиловский р-н, хр. Куркак, в 4 км к северу от с. Муракай, каменистая степь, 16 VI 1986, № 599, А. Мулдашев, А. Веселков; там же, отрог хр. Крыкты в 1.5 км к северу от г. Хандык, каменистая степь, 23 VI 2001, № 223, А. Мулдашев; там же, западный макросклон хр. Крыкты в 7 км от с. Аскарово на запад, 30 VII 2001, № 694, А. Мулдашев. Активно уничтожается весной местным населением как пищевое растение. Включен в республиканскую Красную книгу как редкий и исчезающий вид (Красная книга..., 2001).

**Asparagus inderiensis* Blum ex Pacz. Обнаружен на юге республики: Баймакский р-н, г. Карагас-тюбе в 3 км к югу от п. Семеновский, каменистая степь, 27 VI 1991, № 903, А. Мулдашев; Хайбуллинский р-н, в 6—7 км к юго-востоку от с. Макан, солонцеватая степь, 23 VI 1996, № 548, А. Мулдашев, А. Галеева. Туранский вид, нахождение его в РБ представляет большой интерес.

**Iris scariosa* Willd. ex Link. Обнаружен в 2 пунктах на крайнем юге республики: Хайбуллинский р-н, в 4 км выше с. Гаделево по правому берегу р. Таналык, начало Таштугаевских гор, каменные степи, 12 VI 1987, № 393, А. Мулдашев, А. Галеева; там же, в 3 км от с. Б. Абишево на с. Урняк, каменистая степь, 1 VI 1991, № 747, А. Мулдашев. Поскольку растения были собраны в фазе плодоношения, для точной идентификации в Ботаническом саду г. Уфы были выращены из семян цветущие растения (интродуктор А. Ф. Рахимова). Все указанные образцы хорошо отличаются от близкого вида *I. pumila* L., который довольно обычен на юге республики, по всем характерным признакам (длина цветоносов, соотношение длины трубки околоцветника и завязи, форма листочков околоцветника и прицветников и др.). Вид также был обнаружен нами в Оренбургской обл.: Гайский р-н, в 4 км по дороге от р. Урал на с. Хмелевка, гора Змеиная, овсецовая степь, 18 VI 1984, № 483; Кувандыкский р-н, в 12 км по дороге от с. Ибрагимово на с. Чураево, каменистая степь, 9 VI 1987, № 282, А. Мулдашев, А. Галеева. Вид не указан для Оренбургской обл. (Рябинина, 1998).

Calypso bulbosa (L.) Oakes. В РБ обнаружен относительно недавно в Башкирском государственном природном заповеднике (Жирнова и др., 1993). В республике выявлено еще 5 пунктов произрастания вида: Караидельский р-н, в 2 км ниже устья р. Байки по левому берегу р. Уфы, ельник-зеленомошник, 7 VI 1991, № 18; там же, левый берег р. Уфы напротив д. Н. Янсаново, лиственничник зеленомошный, 8 VI 1991, № 33, А. Мулдашев; Нуримановский р-н, берег Павловского водохранилища у д. Байряжка, 28 VII 1995, А. Соломеш; Караидельский р-н, левый берег Павловского водохранилища в 1 км выше с. Н. Янсаново, ельник-зеленомошник, 11 V 2001, М. Гордеев и др.; Белорецкий р-н, хр. Сев. Кракка, в 4 км к северо-востоку от с. Серменево, сосняк-зеленомошник, 30 VI 2001, № 371, А. Мулдашев. Все обнаруженные популяции многочисленные. Редкий вид, включен в Красную книгу Республики Башкортостан (2001).

**Eremogone biebersteinii* (Schlecht.) Holub. В «Определителе...» (1988) ошибочно показан для республики западный вид *E. micradenia* (P. Smirn.) Ikonn. (*E. graminifolia* sensu Schischk. et Кног. р. р.), ареал которого, по-видимому, РБ не достигает. Все образцы, хранящиеся в Гербарии ИБ, определенные как «*Arenaria graminifolia*» на самом деле относятся к *E. biebersteinii*. Нами также были обнаружены следующие новые местонахождения: Давлекановский р-н, г. Ярыш-тау, южный степной склон, 10 VI 1981, № 162; Буздякский р-н, в 1 км к югу от с. Таллы-куль, песчаная степь, 2 VI 1988, № 65. Этот вид в республике редок и распространен исключительно в его западной части в Башкирском Предуралье (Буздякский, Давлекановский, Дюртюлинский, Туймазинский и Чишминский р-ны). Между тем в восточной части республики были выявлены пункты произрастания другого вида, близкого к последнему — **E. saxatilis* (L.) Ikonn.: Учалинский р-н, гористый восточный берег оз. Ауш-куль, каменистая степь, 15 VII 1983, № 473, А. Мулдашев и др.; Белорецкий р-н, в 3 км южнее с. Серменево, хр. Сев. Кракка,

каменистая степь, 30 V 1987, № 70, А. Мулдашев; Баймакский р-н, хр. Ирендык, вершина 907.8 м, каменистая степь, 15 V 1991, № 46, А. Мулдашев, С. Янтурин; там же, хр. Ирендык в 1.5 км к северу от д. Давлетово, каменистая степь, 16 V 2001, № 24, А. Мулдашев; Абзелиловский р-н, г. Куркак, урочище Хайсар, каменистая степь, 19 VI 1997, № 92, А. Мулдашев и др.; Учалинский р-н, г. Рясток-таш, каменистая степь, 25 VII 1998, № 213, А. Мулдашев. Этот вид широко распространен по восточным склонам Южного Урала (хр. Ирендык, Калкан, Куркак, Крыкты, Урал-тау и др.) на скалах и в каменистых степях. В центральной части Южного Урала встречается только на хребтах Сев. и Юж. Кракка. На западные склоны Южного Урала и в Предуралье практически не выходит, за исключением его местонахождений в Месягутовской лесостепи (Мечетлинский р-н, с. Б. Устьикинское) и песчаных террас р. Камы: Краснокамский р-н, 0.3 км севернее д. Масляный мыс, песчаные бугры, 19 VI 1985, № 693, А. Мулдашев и др.

Sophianthe sibirica (L.) Tzvel. Был включен в «Определитель...» (1988) без ссылки на какие-либо гербарные сборы. Нами обнаружен на восточном склоне Южного Урала: Учалинский р-н, восточный берег оз. Ауш-куль, каменистая степь, 29 VII 1998, № 423, А. Мулдашев.

**Minuartia verna* (L.) Hieron. Учалинский р-н, северная оконечность хр. Нурали у бывшей зверофермы, овсецовая каменистая степь, 12 VI 1986, № 449, А. Мулдашев и др. Ближайшее местонахождение — окр. г. Верхнеуральск Челябинской обл. (Lessing, 1835).

**Silene dichotoma* Ehrh. Кушнаренковский р-н, колхоз «Большевик», посев многолетних трав, VI 1982; Абзелиловский р-н, в 3 км к западу от д. Покровка, посев донника, 4 VII 1990, Л. Абрамова; Туймазинский р-н, в 2.5 км к юго-востоку от с. Кандры-Тюмекеево, обочина дороги, 10 VII 2001; там же, в 4 км к юго-востоку от с. Кандры-Тюмекеево, луг на опушке леса, 10 VII 2001, А. Мулдашев, А. Галеева. Заносный вид.

**Silene fruticulosa* Bieb. Обнаружен в 1 пункте на юго-востоке Башкирии: Хайбуллинский р-н, в 4 км по дороге от с. Макан на с. Бурибай, глинистые сухие солончаки, 27 VIII 1984, № 786, А. Мулдашев. Ближайшие местонахождения в Казахстане.

**Paeonia hybrida* Pall. Хайбуллинский р-н, в 1 км к северу от с. Н. Воздвиженка, гора Седластая, типчаково-вейниковая степь, 27 VI 1991, № 887, А. Мулдашев, А. Галеева. Реликтовый в Башкирском Зауралье вид сибирского происхождения. Новый вид для европейской части России. По свидетельству местных жителей первоначально популяция имела площадь в несколько десятков гектаров, в 1954 г. в период освоения целины практически полностью была уничтожена. В настоящее время сохранилось 3 небольших фрагмента популяции, расположенные на небольшом удалении друг от друга (до 2 км): 1 — в луговой степи и 2 (урочище «Попковские озера») — в зарослях чилиги и шиповника. Общее число особей не превышает 60 экземпляров.

**Batrachium rionii* (Lagger) Nym. Образец обнаружен в фондах Гербария ИБ под неверным определением «*Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach». Баймакский р-н, конезавод 46, р. Акмурун, у мосточка на север около 2.5 км от д. Акмуруна, 24 VII 1935, Л. Соболев.

**Ceratocephala falcata* (L.) Pers. Аургазинский р-н, в 1 км к западу от с. Курманаево, карстовая воронка по правому берегу р. Аургазы, злаково-разнотравный луг, 31 VI 1981, № 38, А. Мулдашев, А. Галеева, С. Хайретдинов.

**Halerpestes sarmentosa* (Adams) Tamura. Для европейской части России (Челябинская обл.) как аборигенный вид был указан лишь недавно (Куликов, 1998). В РБ обнаружен в следующих пунктах: Абзелиловский р-н, берег соленого оз. Мулдак-куль, 15 VIII 1974, И. Гуфранова; там же, западный берег оз. Чебар-куль, на отмели, 26 VI 2001, № 291, А. Мулдашев. Местонахождения в Башкирии — наиболее западные пункты естественного распространения этого сибирского вида.

Cardamine trifida (Poir.) B. M. G. Jones. В РБ впервые был обнаружен относительно недавно в окр. Каповой пещеры на территории заповедника «Шульган-Таш» (Жирнова и др., 1984). Редкий вид на Урале, плейстоценовый реликт сибирского происхождения (Горчаковский, 1969). Нами обнаружен еще в 2 пунктах в Башкирском Предуралье на Уфимском плато: Караидельский р-н, в 2 км ниже устья р. Байки по правому берегу р. Уфы, ельник-зеленомошник, 7 VI 1994, № 19; там же, по левому берегу р. Уфы напротив д. Н. Янсаитово, лиственничник зеленомошный, 8 VI 1994, № 35. Ранее этот вид нами обнаруживался и в Челябинской обл.: Ашинский р-н, правобережье р. Сим, в 1 км выше Игнатьевской пещеры, на луговых каменистых склонах, 1 V 1977, А. Мулдашев. Во всех пунктах вид имел большую численность. Как редкий вид включен в Красную книгу Республики Башкортостан (2001).

Chrysochamella elliptica (Boiss.) Boiss. Представитель эндемичного малоазиатского рода, описан из Турции. Впервые был собран в республике Е. Г. Бобровым в 1926 г. в окр. с. Апсаламова Аургазинского р-на в сосняке. Ю. Н. Воронов (1931) описал его как новый вид — *C. draboides* Woronow, хотя образцы из Башкирии знатоком крестоцветных Шульцем (О. E. Schulz) были отнесены к малоазиатскому виду *C. elliptica*. Н. А. Буш (1939), автор обработки рода во Флоре СССР, хотя и принял название *C. draboides*, но объяснил нахождение вида в Башкирии его адвентивностью. Позднее М. И. Котов (1979), следуя Шульцу, вновь отнес башкирские растения к *C. elliptica*. Наши исследования показали, что вид продолжает произрастать не только в классическом местонахождении, но встречается и в других пунктах Башкирского Предуралья: Аургазинский р-н, в 1 км к западу от с. Курманаево, правый берег р. Аургазы, злаково-разнотравный луг в карстовом (гипсы) провале, 3 VI 1981, № 23; там же, в 1 км к северо-западу от с. Курманаево, карстовые провалы в гипсах, 3 VI 1992, № 87, там же, в 1 км к северу от с. Апсаламова, оstepненный сосняк на карстовых гипсовых провалах, 3 VI 1992, № 96 (классическое местонахождение вида в республике); там же, в 0.3 км к северу от с. Исмагилово, петрофитная степь на гипсах, 4 VI 1992, № 119, А. Мулдашев, А. Галеева; Кармаскалинский р-н, в 2 км восточнее с. Ст. Карламаново, окр. Карламанской пещеры, ковыльно-разнотравная степь на гипсах, 12 VI 1982, № 198, А. Мулдашев; там же, в 1.5 км к северо-востоку от с. Ст. Бабицево, оstepненный луг, 4 VI 1992, № 140; там же, Старокарламанская пещера, гипсовые осыпи, 4 VI 1992, № 146, А. Мулдашев, А. Галеева, М. Гордеев. Во всех пунктах вид произрастал массово на более или менее нарушенных выпасом местообитаниях. Вид в Башкирии — облигатный гипсофил. Крайние пункты распространения *C. elliptica* в республике отдалены друг от друга до 40 км. Несомненно вид в Башкирском Предуралье в зоне распространения гипсов распространен шире. Тем не менее вопрос о том, является ли вид заносным или древним реликтовым элементом естественной флоры, остается открытым. Необходимы дополнительные поиски вида в более удаленных и промежуточных с Малой Азией пунктах. Возможно, он в местах произрастания просматривается из-за внешнего сходства с *Draba nemorosa* L.

Schivereckia podolica (Bess.) Andr. ex DC. Реликтовый на Урале вид. На территории РБ почти исключительно отмечался на Южном Урале, преимущественно на останках и по приречным скалам. Здесь он довольно обычен, в Красную книгу Республики Башкортостан (2001) был включен исключительно следуя Красной книге СССР (1984) и как рекомендованный вид для занесения в Красную книгу России (Варлыгина и др., 2000). В Башкирском Предуралье обнаруживался только в нескольких пунктах по рекам Юрюзань и Ай в Месягутовской лесостепи. Интересным с научной точки зрения является нахождение вида в западной части Башкирии на восточном склоне Бугульминско-Белебеевской возвышенности: Альшеевский р-н, в 1.5 км к северо-востоку от с. Ст. Балгазы, гора Бурели-тау, каменистая степь, 15 VII 2001, № 576. Здесь он произрастает в каменистых степях на органогенно-щебнистых (известняк) почвах в небольшом количестве.

Potentilla fruticosa L. (*Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz). Реликт, чрезвычайно редкий вид на Южном Урале, включен в республиканскую Красную книгу (Красная книга..., 2001). В последние годы обнаруживался в 2 пунктах: Белорецкий р-н, верховья р. Тыгын (подножие г. Иремель), заболоченный ельник на высоте 1000 м над ур. м., 30 VI 1989, А. Ишбирдин; там же, пересечение дороги урочище «Журавлиное болото» — р. Б. Инзер с р. Безымянной, берег реки, 29 VII 2000, № 540, А. Мулдашев. Видимо, к окрестностям указанной р. Безымянной относятся сборы вида, выполненные А. Лылой и Д. Зеровым в 1942 г., и указание К. Игошиной (1966). Ранее этот вид нами был найден на хр. Ирендык: Баймакский р-н, хр. Ирендык, в 2 км севернее с. Бахтигареево, г. Аркыры-таш, каменистая степь, 18 VI 1986, № 698; там же, в 3 км севернее с. Бахтигареево, хр. Ирендык, г. Улу-суки, каменистая степь, 14 VI 1987, № 497, А. Мулдашев, А. Галеева и др.; там же, г. Урта-суки, каменистая степь на высоте 980 м над ур. м., 16 V 1991, № 83, А. Мулдашев, С. Янтурин. Первоначальные находки вида в республике были сделаны в таежных лесах, поэтому сборы вида в лесостепной зоне в сообществах каменистых степей и на скалах представляют большой интерес. На г. Улу-суки вид представлен 2 формами: под пологом леса произрастает типичная форма (сходная с формами горно-лесной зоны), на скалах и каменистых степях — стелющаяся (до 30 см высотой), сильно опушенная и узколистная форма. Во всех обнаруженных нами местах произрастания *P. fruticosa* встречался единичными особями. В 1953 г. вид также обнаруживался в верховьях р. Таналык (сборы И. Гуфрановой), однако наши неоднократные поиски вида здесь результатов не дали. Возможно, вид исчез при имевших здесь место обширных торфопеработках. На сегодня общее число известных местонахождений вида в республике равно 6.

**Potentilla kuznetzowii* (Gowor.) Juz. Обнаружен только в одном пункте РБ и при небольшой численности в зоне затопления Юмагузинского водохранилища: Кугарчинский р-н, в 2 км ниже устья р. Куккараук по левому берегу р. Белой, остепненные осыпи, 15 VIII 1996, № 969, А. Мулдашев. Очень близок к *P. arenosa* (Turcz.) Juz., который распространен в РБ исключительно на восточных склонах Южного Урала (хр. Ирендык, Крыкты, Куркак и др.).

**Elatine alsinastrum* L. Янаульский р-н, в 6 км на север от п. Амзя, заболачиваемый лес со сфагновым покровом, 7 VII 1990, А. Соломеш; Кушнаренковский р-н, в 2,5 км к западу от с. С. Камышлы, сплавинное болото в карстовой воронке, 22 VII 2001, В. Едренкина, А. Мулдашев.

**Elatine hydropiper* L. В фондах Национального музея РБ (г. Уфа) обнаружен экземпляр: г. Уфа, р. Сутолока, 1917, собрал и определил I. Podpera.

**Elatine triandra* Schkuhr. Нуримановский р-н, оз. Светлое у с. Нимислярово, отмель, 4 X 1989, № 1201, А. Мулдашев, А. Галеева.

Среди таксонов, указанных впервые для РБ, следующие включены в новое издание Красной книги Республики Башкортостан (2001): *Cystopteris dickieana*, *Polystichum braunii* и *Leymus racemosus* subsp. *klovovii*.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность В. И. Грубову, Т. В. Егоровой и Н. Н. Цвелёву за большую помощь в определении гербарных образцов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буш Н. А. Род Златотравка — *Chrysochamella* (Fenzl) Boiss. // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 8. С. 85—86.
- Варлыгина Т. И., Денисова Л. В., Камелин Р. В. и др. Список семенных растений для Красной книги Российской Федерации (проект) // Бот. журн. 2001. Т. 85. № 2. С. 119—128.
- Воронов Ю. Н. Сем. *Cruciferae* Juss. — Крестоцветные // Флора Юго-Востока европейской части СССР. М.; Л., 1931. Вып. 5. С. 373—463.
- Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, 1969. 268 с.

- Жирнова Т. В., Алексеев Ю. Е., Четкин Е. В. Второе дополнение к списку сосудистых растений Башкирского заповедника // Биол. науки. 1984. № 4. С. 68—72.
- Жирнова Т. В., Алексеев Ю. Е., Четкин Е. В. Третье дополнение к списку сосудистых растений Башкирского заповедника // Флористические исследования в Поволжье и на Урале. Самара, 1993. С. 71—78.
- Игошина К. Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 135—223.
- Камелин Р. В. Род Лапчатка — *Potentilla* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 2001. Т. 10. С. 394—452.
- Котов М. И. Род Златотравка — *Chrysochamella* (Fenzl) Boiss. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 145—146.
- Красная книга Республики Башкортостан. Редкие и исчезающие виды высших сосудистых растений. Уфа, 2001. Т. 1. 274 с.
- Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М., 1984. Т. 2. 479 с.
- Куликов П. В. Флористические находки на Южном Урале (Челябинская область) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 12. С. 137—145.
- Определитель растений Башкирской АССР. М.; Л., 1966. 491 с.
- Определитель высших растений Башкирской АССР. Сем. *Onocleaceae*—*Fumariaceae*. М., 1988. 316 с.
- Определитель высших растений Башкирской АССР. Сем. *Brassicaceae*—*Asteraceae*. М., 1989. 375 с.
- Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М., 1994. 525 с.
- Рябинина З. Н. Конспект флоры Оренбургской области. Екатеринбург, 1998. 164 с.
- Флора северо-востока европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. 275 с.
- Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
- Шурова Е. А. К флоре горы Ирмель (Южный Урал) // Флористические и геоботанические исследования на Урале. Свердловск, 1983. С. 62—75.
- Lessing Ch. F. Beitrag zur Flora südlichen Urals und der Steppen // Linnaea. 1835. N 9 (1834). S. 145—213.

SUMMARY

A list of 29 species found in Bashkortostan is given. 29 of them are recorded for the first time in Bashkortostan.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.662

© М. Н. Ломоносова, А. А. Красников

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ *CHENOPODIUM* (*CHENOPODIACEAE*)
В СИБИРИM. N. LOMONOSOVA, A. A. KRASNIKOV. CHROMOSOME NUMBERS
OF THE GENUS *CHENOPODIUM* (*CHENOPODIACEAE*) IN SIBERIAЦентральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Поступила 14.03.2002Изучены хромосомные числа 4 видов рода *Chenopodium* в Сибири.Ключевые слова: *Chenopodiaceae*, *Chenopodium*, числа хромосом, Сибирь.

Chenopodium album L., $2n = 54$. **Алтайский край:** Благовещенский р-н, пос. Шимолино, 1988 г., № 13, М. Ломоносова; Кулундинский р-н, пос. Кулунда, 1988 г., № 18, М. Ломоносова; Благовещенский р-н, оз. Кулундинское, 1988 г., № 16, М. Ломоносова; Троицкий р-н, с. Буланиха, 1990 г., № 157, М. Ломоносова, А. Красников; **Республика Алтай:** Кош-Агачский р-н, Курайская степь, 1986 г., А. Ревушкин, С. Выдрина; Кош-Агачский р-н, Курайская степь, 1990 г., № 163, М. Ломоносова, А. Красников; Кош-Агачский р-н, устье р. Куехтанар, 1990 г.; № 186, М. Ломоносова; **Красноярский край:** Ермаковский р-н, Араданский хр., р. Ус, 1989 г., № 104, М. Ломоносова; Ужурский р-н, оз. Учум, 1989 г., № 122, М. Ломоносова; **Новосибирская обл.:** г. Новосибирск, Академгородок, 1989 г., № 307, М. Ломоносова; г. Новосибирск, долина р. Иня, 1990 г., № 195, М. Ломоносова, А. Красников; г. Новосибирск, пойма р. Оби, 1990 г., № 203, М. Ломоносова, А. Красников; **Тува:** Эрзинский р-н, р. Тес-Хем, 1993 г., № 228, М. Ломоносова; Эрзинский р-н, хр. Остроконечный Танну-Ола, 1993 г., № 229, М. Ломоносова; Тес-Хемский р-н, 1989 г., № 67, М. Ломоносова; **Кемеровская обл.:** Промышленновский р-н, д. Ваганово, 1987 г., № 187, М. Ломоносова, А. Красников; там же, д. Падунская, 1987 г., № 139, М. Ломоносова, А. Красников.

Ch. album L., f. *lanceolatiforme* J. Murr., $2n = 54$ (листья узкие, цельнокрайные или слабозубчатые). **Алтайский край:** Благовещенский р-н, пос. Шимолино, 1988 г., № 25, М. Ломоносова; Троицкий р-н, с. Буланиха, 1990 г., № 139, М. Ломоносова, А. Красников; **Новосибирская обл.:** Каргатский р-н, с. Карган, 1985 г., № 305, Л. Миронова; Карасукский р-н, с. Троицкое, 1986 г., № 121, М. Ломоносова; там же, оз. Горькое, 1986 г., № 130, М. Ломоносова; Новосибирский р-н, пос. Чик, 1987 г., № 39, М. Ломоносова, А. Красников; **Красноярский край:** Усть-Абаканский р-н, д. Красный Камень, 1989 г., № 111, М. Ломоносова; **Тува:** Эрзинский р-н, дорога Эрзин—Самагалтай, 1989 г., № 87, М. Ломоносова; там же, оз. Тере-Холь, 1989 г., № 77, М. Ломоносова.

Ch. novopokrovskianum (Aell.) Uotila (*Ch. pratericola* sensu Ломоносова, Флора Сибири, 5 : 147, auct. non Rydb.), $2n = 36$. **Тува:** Эрзинский р-н, с. Эрзин, 1989 г., № 80, М. Ломоносова; г. Кызыл, 1989 г., № 55, М. Ломоносова; там же, № 57, М. Ломоносова; Кызылский р-н, оз. Хадын, 1989 г., № 54, М. Ломоносова; Тес-Хемский

р-н, с. О-Шынаа, 1989 г., № 62, М. Ломоносова; там же, с. Холь-Ежу, 1989 г., № 67, М. Ломоносова; Эрзинский р-н, оз. Тере-Холь, 1989 г., № 78, М. Ломоносова; Тес-Хемский р-н, пос. Ак-Чыра, 1993 г., А. Королюк; **Алтайский край:** Благовещенский р-н, с. Шимолино, 1988 г., № 10, М. Ломоносова; **Республика Алтай:** Онгудайский р-н, с. Иодро, 2000 г., А. Эбель.

Ch. strictum L., **2n = 36. Республика Алтай:** Майминский р-н, с. Усть-Сема, 1990 г., № 141, М. Ломоносова.

Ch. suecicum J. Murr., **2n = 18. Кемеровская обл.:** Промышленновский р-н, д. Падунская, 1987 г., № 192, М. Ломоносова, А. Красников; там же, д. Ваганово, 1987 г., № 136, М. Ломоносова, А. Красников; Гурьевский р-н, верхнее течение р. Касьма, 1987 г., № 28, М. Ломоносова, А. Красников; **Новосибирская обл.:** г. Новосибирск, ст. Сеятель, 2000 г., № 30а, М. Ломоносова, А. Красников; **Республика Алтай:** Майминский р-н, с. Усть-Сема, 1990 г., № 175, М. Ломоносова, А. Красников; там же, с. Чемал, 1990 г., № 144, М. Ломоносова, А. Красников; **Курганская обл.:** Звериноголовский р-н, с. Звериноголовское, 1989 г., № 4, М. Ломоносова; **Красноярский край:** г. Абакан, 1989 г., № 110, М. Ломоносова.

Гербарные образцы изученных растений хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, г. Новосибирск (NS).

SUMMARY

Chromosome numbers for 4 species from the genus *Chenopodium* in Siberia are presented.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 92 (47+57) : 58 (0.91)

© С. В. Саксонов, Н. В. Конева

ТРИ БОТАНИКА: СОФИНСКИЙ, КАЛИНИН И ЛИПШИЦ

S. V. SAKSONOV, N. V. KONEVA. THREE BOTANISTS: SOFINSKY, KALININ AND LIPSCHITZ

Институт экологии Волжского бассейна РАН
445003 г. Тольятти, ул. Комзина, 10
E-mail: ecolog@attack.ru
Поступила 19.03.2002

Впервые публикуются страницы биографии двух ботаников: Д. М. Софинского (1880—после 1920) и С. Д. Калинина (1918—1990), а также переписка С. Ю. Липшица (1905—1983) и С. Д. Калинина по поводу выпуска очередных томов «Словаря русских ботаников». На примере биографий этих ботаников описываются некоторые общие закономерности в развитии ботанических знаний.

Ключевые слова: история ботаники, персоналии, Д. М. Софинский, С. Д. Калинин, С. Ю. Липшиц.

Часто только с течением времени можно определить значимость того или иного естествоиспытателя в развитии науки.

Разбирая архив покойного самарского ботаника Стефана Дмитриевича Калинина (1918—1990), мы обнаружили его переписку, датированную 1951—1953 гг., с Сергеем Юльевичем Липшицем (1905—1983) по поводу издания в «Словаре русских ботаников» биографического очерка о Дмитрие Михайловиче Софинском (1880—после 1920).

Каждый из этих ботаников по отдельности олицетворяет памятные страницы в истории ботанических знаний России, а все вместе они составляют целую эпоху в развитии естествознания в XX в.

В 2002 г. исполняется 55 лет со дня выхода в свет первого тома уникального и, по всей видимости, непревзойденного в последующем издания «Русские ботаники. Биографо-библиографический словарь» (1947а, б, 1950, 1952); в январе 2003 г. — 20 лет со дня смерти его составителя — С. Ю. Липшица. Все это дает повод еще раз проникнуться духом прошлых событий и, внося соответствующие уточнения, проанализировать события с современной точки зрения.

«Словарь» был задуман Липшицем еще в 1938 г. В 1942 г. в журналах «Советская ботаника» (№ 4—5, с. 91) и «Природа» (№ 126—227) появились обращения Липшица к ботаникам СССР, в которых содержалась просьба присылать сведения по указанному плану.

Первоначально словарь имел название «Естествоиспытатели России и СССР», он должен был выйти в 3 томах, из которых 1-й посвящался ботаникам. Редактором издания был назначен академик В. Л. Комаров, а составление первого тома поручено Липшицу. Несмотря на военное время, в адрес Московского общества испытателей природы (МОИП) было прислано большое число автобиографических сведений от ботаников страны. По подсчетам Липшица, в «Словарь» должны были быть помещены очерки о жизни и деятельности примерно 8000 ученых, с общим числом библиографических справок около 50 000, и с охватом времени, начиная с 1725 г. (Кирпичников, Грубов, 1984).

В задуманные планы время внесло свои коррективы. В 1947 г. вышли 1-й и 2-й тома «Словаря» под редакцией академика В. Н. Сукачева. В предисловии к 1-му тому

Липшиц писал, что уже подготовлено к печати 8 томов издания. Однако, после публикации 4-го тома дальше «Словарь» не издавался. По горькой иронии судьбы в 5-м томе, который был уже подготовлен к печати и содержал сведения о ботаниках, чьи фамилии начинаются на букву «Л», должны были поместить очерк и о составителе издания — С. Ю. Липшице. Полностью был подготовлен и 6-й том (Лавренко, 1984).

И все же опубликованные 4 тома «Словаря» общим объемом 1800 с. убогистого текста содержали краткие биографии более 2600 ботаников. Этот труд был очень высоко оценен, и в печати появилось много на него откликов. Квинтэссенцией рецензий на труд Липшица являются слова М. Э. Кирпичникова и В. И. Грубова (1984:160): «Этот труд, не имеющий себе равных в мировой ботанико-библиографической литературе, остается самым важным источником по истории отечественной ботаники (а отчасти и естествознания в целом) и одновременно самой крупной библиографической сводкой по всем разделам нашей ботанической науки».

Обнаруженные в частном архиве ботаника С. Д. Калинина документы, связанные с подготовкой «Словаря», лишний раз подчеркивают, с какой скрупулезностью и тщательностью Липшиц подходил к составлению словаря. Поскольку они касаются биографии Д. М. Софинского, которая так и не была опубликована в «Словаре», то воспроизведем эти письма полностью. Орфография и сокращения в тексте соответствуют оригиналу. Автографы Липшица и Калинина воспроизведены на рис. 1, 2.

«Москва 21.IV.1951.

Многоуважаемый Стефан Дмитриевич!

Отвечаю на Ваше письмо от 17.IV.с/г.

1) Софинского в словарь ботаников — я включил, но биографич. сведений (даты рождения, смерти и т. д.) о нем у меня нет. Если пришлете — буду очень благодарен.

2) Ответ Константиновой, З. П. и Вашу статью я получил. Благодарю запоздало за их присылку. Не было времени ответить, так как срочно готовил IV т. Словаря, а он заключал около 1000 имен и 2500 стр. машинописи. Том сдан в производство. Там сведения и о Вас.

С приветом С. Липшиц.

Москва. Центр

Большевицкий пер. 10 к. 12.»

«Москва 10.II.1953.

Уважаемый Стефан Дмитриевич!

С благодарностью получаю от Вас материалов о Д. М. Софинском, присланных для Словаря «Русские ботаники». Если издание Словаря будет продолжено, то сведения о Софинском, Д. М., присланные Вами будут использованы, как, само собой разумеется, с указанием от кого они получены

С. Липшиц».

«19 $\frac{26}{01}$ 53

г. Куйбышев

«Многоуважаемый Сергей Юльевич!

Не дожидаясь от Вас (от имени об-ва) официальной просьбы в обл. архив, после чрезвычайно длинных размышлений решил сообщить для опубликования о Софинском нижеследующее.

Дмитрий Михайлович Софинский (у меня в работах трижды напечатано Д. И. С-ский, что есть неправильно списанное с этикеток начертание буквы М.) родился в 1880 году, очевидно в д. Августовка Николаевского уезда Самарской губ. — ныне село Август. Больше-Черниговского района Куйбышевской области. (Там его старший брат Николай М-ч имел надел земли и безвыездно жил, а Д. С-ский приезжал в отпуск и неск. лет после учебы там же жил).

Умер в 1920 г. (?) от брюшного тифа. Учился в духовной семинарии и ее окончил. [точно место рождения, место смерти, место учебы не известны. Определенно известно что умер не в г. Самаре].

Москва 21. iv. 1951

Многоуважаемый Степан,
Дмитриев!

Отвечаю на Ваше письмо от 17. iv. с/з.

- 1) Содрицкого в. Воваре ботаников — я включил
по биографии, сведения (дарь рождения, смерти
и т.д.) ^{откуда} у меня нет. Если примете — буду
очень благодарен.
- 2) Ответ о Константинов, З. П. и Вацу
спатью я получил. Благодарю, запаздую,
за их письмо. Не было времени отвечать
так как срочно готовил IV м. Воваре,
а он заключал около 1000 имен и 2500 сжр.
материалов. Там едва в производстве. Там
сведения и о Вас.

С приветом
Владимир

Москва. Центр
Большевистский пер. 10 к. 12

Рис. 1. Автограф С. Ю. Липшица (письмо к С. Д. Калинин у от 21 июня 1951 г.).

Страсть коллекционера-гербаризатора, любовь и желание познать растительный покров родных мест, оказались сильнее и родительских наставлений [отец — лицо духовного звания, очевидно священник с. Украинки или д. Августовки (они в расст. 30 км друг от друга)] и выгодной в то время карьеры.

С. оставляет навсегда мысли о духовной карьере и с 1901 года начинает планомерное обследование гл. обр. флоры б. Николаевского уезда Самарской губернии.

Маршруты флористических экскурсий С. в 1901 г. были радиальных направлений от с. Августовки, а в следующие годы были более протяженными.

Судя по лично просмотренному гербарии С., маршруты его экспедиций за 1901—1902, 1903, 1904 и 1905 годы — период наиболее интенсивной гербаризации охватывают: 1) южную часть степного Больше-Глушицкого района Куйбышевской обл.,

2) весь Больше-Черниговский, тоже степной р-н Куйбышевской области; значит детальнее обследована восточная половина,

3) крайний северо-восток Саратовской области (дальние окр. Перелюба) и

4) часть северного Казахстана (маршрут от Перелюба до г. Уральска — 1903 г.).

Гербарии С.-ского числом около 8000 (неск. меньше) прекрасно смонтированы, детально этикетированы и тщательно и достоверно определены.

Свои гербарии С. посылал для уточнения определения крупным ботаникам России. В Рижское об-во Естествоиспытателей К. Р. Купфферу — лучшему знатоку рода *Viola*, по Ситниковым и Лилейным — П. И. Мищенко, злаки и др. Г. Ф. Вестбергу; в Петроград Б. А. Федченко (*Cytisus*, *Melilotus*, *Trifolium*,

19 $\frac{26}{01}$ 53г.

г. Хуйбонцев об.

Многолюбам аминь

Сергей Юльевич!

Не дождавшись от Вас (от имени аб-ва) официальной просьбы в обл. архив, после чрезвычайно долгих размышлений, решил сообщить для опубликования о Сооринском ниже следующее.

Дмитрий Михайлович Сооринский (у меня в работе тулундун напечатано Д. М. С.-кий, что есть неправильно списанное с эскизов напечатание буквы М.) родился в 1880 году, очевидно в д. Якутиска Николаевского уезда Самарск. губ. — ныне Сель Якутск, Больше-Термеевского района. Хуйбонцевской области. [Там его сфотографировал Николай М-е имел надоед имени и безвестно имел, а Д. С.-кий приватич в архиве и неск. лет там ушли там же имел]

Умер в 1920 г. (?) от брюшного тифа. Учился в духовной семинарии и ее окончил. [точно место рождения, место смерти, место ушли не известны. Определенно известно что умер не в г. Самаре]

Страсти коллекционера-гербарииста, любве и желание познать разнотравье покров родных мест, оказание помощи и родне-бесских наставлений [отцу — ищущему духовного спасения, очевидно священный о. Франциску или д. Якутский (он и расст. 30 км. друг от друга)] и выходящий с тем великий карьерой С. оставил навсегда мечтание о

Рис. 2. Автограф Ф. Д. Калинина (письмо к С. Ю. Липшицу от 26 января 1953 г.).

Astragalus, *Glycyrrhiza*, *Vicia*, *Onobrychis*, *Lathyrus* и др.), Н. А. Бушу (*Ranunculaceae*, *Cruciferae*, *Papaveraceae*, *Nuphar* и др.), Д. И. Литвинову (*Atriplex*, *Salsoia* и др.), В. Н. Сукачеву (*Eryngium*, *Trinia*, *Pimpinella*, *Sium*, *Libanotis*, *Falcaria*, *Ferula*, *Peucedanum* и др.), в Москву — А. Н. Петунникову (*Potentilla*, *Rosa*, *Hieracium* и др.).

После проверки определения С. передавал коллекции б. Самарскому Городскому Публичному Музею — ныне Куйбышевскому Областному Музею Краеведения.

Т. к. значительное число сборов С. хранится в Б.И.Н.'е А.Н. СССР., то надо полагать, что его сборы должны быть в М.Г.У. (через Петунникова) и в Юрьевском (Дерптском) Ун-те через Купффера, Мищенко, Вестберга.

Тогда число листов его гербария значительно выше 8.000 (лично мне известных по БИН'у, благодаря любезной помощи И. В. Новопокровского, Куйбышевскому Ботаническому Саду и Обл. Музею Краеведения).

Позднее (после Октябрьской Революции) гербарий С. обрабатывал П. А. Смирнов по просьбе Бот. Сада (заказ) и Я. И. Проханов, когда будучи выслан в 1935 г. из Ленинграда работал в Куйб. Бот. Саду и занимался обработкой молочаев Среднего Поволжья.

Гербарий С., как мне известно, широко использован: 1) при составлении Флоры Юго-Востока европ. ч. СССР. т.т. I—VI (1927—1936 г.г.), 2) А. Ф. Тереховым в его изданиях определителя весенних и осенних р-ний Ср. Пов. И Заволжья (1925—1948 г.), Я. И. Прохановым (1941), С. Д. Калининым (1949, 1950, 1951). И. В. Новопокровским (1954 г.).

После детальных многолетних работ С. по изучению флоры названных ранее степных р-нов нашей области те районы позднейшими коллекторами обследовались менее тщательно.

После С. маршрутно и весьма кратко временно Б. Глушицкий и Б. Черниговский р-ны посетили (со спец. Целями знакомства с флорой и растительностью): 1) Журавлев, К.И. — в 1925 г.; 2) Терехов, А.Ф. — был всего 2 дня в 1926 г.; 3) проф. И. И. Спрыгин в 1928 и 1930 г.; 4) Павельев, С.В. — обстоятельно изучал растительность (и картировал ее) в крайней С.-В части Б.-Черниговского р-на в 1937 г.; 5) Калинин, С.Д. в 1948 г. Все мы вместе сделали не больше С-кого.

Отказавшись от духовной карьеры, дававшей матер. обеспечение, С. вынужден был поступить чиновником статистического бюро в Управление Самаро-Златоустовской жел. дороги (ныне Куйбышевской) в г. Самару. [поступил он в 1905 году и со дня поступления жил на квартире в г. Самаре на б. Ильинской площади на квартире у Яшановой Ольги Владимировны — сестры жены старого большевика — члена К.П.С.С. с 1903 г. — тов. Яшанова Михаила Никифоровича, бывшего с 1939 по 1946 г. директором Куйб. Ботанич. Сада.

Одновременно у них же квартировала Антонина Илларионовна Иванова, тогда тоже работавшая в Управлении дороги.

С последней Д. М. С-ский переписывался после выезда из Самары в 1909 году. Потом жил в Краматорске, потом в Варшаве до поступления в Петровскую С-Х Академию в 1913 году.

Т. Иванова А. И. — ныне машинистка трехгодичной школы машинистов-и сообщила большинство сведений о С-ском; показала ряд писем его к ней, по почтовым штемпелям на которых были установлены даты жизни С. в Краматорске, Варшаве и Москве. Живя у Яшановых С. копил деньги для продолжения учебы. С. был чрезвычайно мало общителен. Это важная причина трудностей установления биографии. данных о нем. Другие старые сослуживцы, с которыми С. встречался только по работе ничего о нем полезного нам сообщить не смогли]. После окончания (?) Академии (в годы Революции) С. возвратился в Самару в Управление той же дороги.

В 1919 г. он встречается с профессором Николаем Сергеевичем Шербиновским, к-рый тогда работал зав. Самарским Естественно-Историческим Музеем и был председателем Самарского Общества Любителей природы.

Шербиновский пишет: «Однажды в музее явился хмурый человек, отрекомендовавшийся Софинским. Беседа наша была непродолжительна. Он, помнится, тогда работал на жел. дороге и произвел на меня впечатление „ушибленного“ событиями жизни. Ничего решительно из его прошлого и последующего я не знаю. Он говорил, что много лет гербаризировал растения, посылал гербарии в разные места — и это все».

«В 1918—19 г.г. я заведовал и Естественно-Историческим Музеем бывшего земства. Там в числе материалов по изучению почв было несколько папок с гербарием Софинского» [письмо проф. Н. С. Шербиновского мне из Москвы от 19 янв. 1953 г.].

Вот, Сергей Юльевич, все известное мне о Софинском, пусть хмуром, замкнутом, действительно ушибленным жизнью человеку, но неугомонном исследователе чрезвычайно интересного во флористическом отношении района Общего Сырта (его северных отрогов) тогда почти совершенно неизученного.

Каковы же источники этого моего сообщения и вообще источники о С-ком? Чего-либо напечатанного С-ким, вероятно, нет. Ни я, ни А. Терехов, ни Н. Шербиновский этого не знаем.

Литерат. источники:

1) Калинин, С.Д. — Руководство к составлению ботанических коллекций, 1949, г. Куйбышев (стр. 7 введения автора).

2) Калинин, С.Д. — О некоторых новых и редких видах флоры Куйбышевского Заволжья, сб. Охрана природы, в. 10, 1950 г., Москва (стр. 131—134).

3) Калинин, С.Д. — О некоторых новых и редких видах флоры Среднего Поволжья (сообщение 2-е), сб. Охрана природы, в. 14, 1951 г. (стр. 135—143).

4) Новопокровский, И. В. — Обзор видов паразитов (*Orobanchae* L.) цикла *Atmoenae* G. Beck, произрастающих в СССР, в Ботанических Материалах гербария Ботанич. Ин-та им. В. Л. Комарова Ак. Н. СССР, т. XII, 1950 г. Ленинград (важна стр. 271) — ссылка на герб. С-ского.

5) Проханов, Я. И. — Молочай в Среднем Поволжье, труды Куйбышевского Ботанического Сада, вып. 1. 1941, Куйбышев (ссылки на герб. С-ского).

6) Терехов, А. Ф. — Определитель весенних растений Самарского края, 1925 г., Самара. В этой работе написано автором буквально следующее: «За основу при его (определителя — СК) составлении взят определитель П. Ф. Маевского «Весенняя флора Средней России», 8-е издание, просмотренное А. Ф. Флеровым... вновь прибавлено около 70 видов, которые по наблюдениям составителя..., а также на основании изучения гербариев Софинского...» стр. 6—7.

7) Флора Ю-В евр. ч. СССР, т. т. I—VI, 1927—1936, Ленинград — ссылки на герб. С-ского. Мне бы оч. хотелось (выполните хотя эту просьбу в память Софинского), чтобы Вы на бланке Об-ва поблагодарили Ольгу Влад. Яшанову (Чапаевская, 49) и Антонину Илларионовну Иванову за помощь в установлении биографических данных о С-ском, т. к. очевидно по статье текста словарного их отметить там не удастся.

Письма им напишите на мой адрес.

С моими сведениями пожалуйста как сочтете нужным и как ботаник и как составитель столь ценного и трудоемкого Словаря.

Много деталей мною приведенного в квадратных скобках — они прямого отношения не имеют.

Искренне Ваш Калинин».

Так кто же был корреспондентом Липшица? Скупая статья о С. Д. Калининне, опубликованная по автобиографическим сведениям 1950 г. (Русские ботаники..., 1952), содержит всего 8 строк и список 5 опубликованных работ. Других персоналий о Калининне в литературе нет. Поскольку одному из авторов приходилось неоднократно встречаться и переписываться с Калининным с 1974 г. по год его смерти, то у меня накопились документы, которые могут несколько подробнее рассказать об этом ботанике.

Стефан Дмитриевич Калинин родился 15 июня 1918 г. в Ростовской обл.

Тяга к естествознанию привела его, 18-летнего юношу, в 1936 г. в Гербарий Биологического ин-та Ростовского ун-та, с последующим переходом на кафедру ботаники, где он проработал до начала Великой Отечественной войны.

Военные годы Калинин работал журналистом во фронтовых газетах. Сохранилось удостоверение, выданное ответственным секретарем редакции, старшим политруком М. Кружлянским о том, что лейтенант Калинин работает в отделе фронтовой жизни редакции газеты Калининского фронта «Вперед на врага», выданное 25 августа 1942 г.

По окончании войны С. Д. остается на воинской службе в качестве старшего лейтенанта интендантской службы государственного завода № 20 в г. Куйбышеве.

После того как гражданская жизнь в послевоенной стране становится все более и более привычной, С. Д. опять возвращается к своим любимым растениям. Он поступает на работу в Куйбышевский областной музей краеведения, а в начале 50-х годов прошлого века возглавляет его. Работает научным сотрудником Куйбышевского ботанического сада. К этому времени относится организация Куйбышевского отделения Всесоюзного ботанического общества (1948), в числе учредителей которого был и Калинин, а первым председателем — заведующий кафедрой ботаники Куйбышевского педагогического ин-та, кандидат биологических наук Илья Семенович Сидорук (1900—1969) (Матвеев, Устинова, 1992).

Однако отсутствие высшего образования не способствовало карьере С. Д. как профессионального ботаника. И он вновь возвращается к производственной деятельности в качестве начальника группы зеленого строительства Куйбышевского ордена Ленина машиностроительного завода. Это не помешало ему принять участие во Всесоюзном совещании ботанических садов, прошедшем в Москве с 18 по 25 августа 1952 г. Персональное приглашение он получил от заместителя директора Главного ботанического сада АН СССР по научной части П. И. Лапина.

В 1956 г. Калинин без отрыва от производства поступает в Ростовский государственный ун-т, но завершить свое образование он смог только в 1963 г., получив диплом Казанского ун-та, в котором 28 июня ему была присвоена квалификация «Ботаник, учитель биологии и химии средней школы».

По окончании университета он был отправлен в Благовещенский педагогический ин-т, где работал старшим преподавателем кафедры ботаники. 28 июля 1969 г. в письме-рекомендации на должность заведующего кафедрой ботаники Куйбышевского сельскохозяйственного ин-та, подписанном заведующим Лабораторией физиологии развития растений Главного ботанического сада АН СССР, доктором биологических

наук, профессором В. Ф. Верзиловым, дана высокая характеристика Калинину. Поскольку Калинин не был членом КПСС, избрания на заведование кафедрой в Куйбышевский сельскохозяйственный ин-т не состоялось, и он 1 октября 1968 г. перешел на работу на кафедру селекции и семеноводства Целиноградского сельскохозяйственного ин-та. В характеристике Калинина, подписанной профессором М. Гендельманом и доцентом Н. Шепетковым, сказано: «Провел работу по сбору гербария дендрофлоры и сорно-полевой растительности для Ботанического ин-та АН СССР... Организовал студенческий кружок и руководил его работой... Принимал активное участие в организации Северо-Казахстанского отделения Всесоюзного ботанического общества и избран членом Совета этого общества... ведет научно-исследовательскую работу по теме „Интродукция тополя Болле в среднем Заволжье“... постоянно оказывает консультативную помощь учителям города и области, местному горисполкому по вопросам строительства дендрария и декоративного зеленого строительства».

В апреле 1972 г. С. Д. Калинин получает приглашение на должность начальника участка декоративного зеленого строительства Куйбышевского азотнотукового завода с окладом 150 рублей и переезжает в г. Тольятти. С этим городом он будет связан до последнего дня своей жизни — 25 марта 1990 г.

Вся жизнь Калинина прошла под знаком служения Флоре. Где бы он ни был, везде он собирал гербарии, пропагандировал ботанические знания, восстанавливал забытые страницы истории. Глубокая эрудиция, страсть к ботанике сочетались в этом человеке со сложным и неуживчивым характером. Он чрезвычайно легко входил в контакты и так же легко их разрывал. Мог возвысить человека и сильно его унижить.

Теперь, по по истечении десятилетия со дня смерти С. Д. Калинина можно оценить его вклад в развитие региональной флористики и ботаники в целом.

Калинин был не только большим знатоком средневолжской флоры, но и прекрасным коллектором. Первое и единственное наставление по составлению ботанических коллекций в Самарской обл. опубликовано С. Д. Калинин (1949).

Наиболее важное направление деятельности ботаника Калинина — история и популяризация ботанических знаний. На этом поприще в Самарской обл. ему не было и нет и по сей день конкурентов.

В региональных сборниках, газетах публиковались очерки об отдельных растениях, прежде всего редких и заслуживающих охраны. Совместно с журналистом Куйбышевской областной газеты «Волжский комсомолец» Н. Б. Американцевым около 10 лет выходила ежемесячная полоса «Жигули», активным автором которой был С. Д. Именно эта газета по инициативе С. Д. возбудила ходатайство о присвоении Жигулевскому государственному заповеднику имени профессора И. И. Спрыгина, известного русского ботаника, организатора и первого директора заповедника (Впредь именовать..., 1977). Активная деятельность в защиту Жигулевского заповедника ознаменовалась успехом, когда 31 мая 1977 г. Совет Министров РСФСР принял постановление № 312 «О присвоении имени профессора И. И. Спрыгина Жигулевскому государственному заповеднику Главохоты РСФСР в Куйбышевской области», подписанному Председателем СМ РСФСР М. Соломенцевым. На копии этого документа 15 июня 1977 г. Калинин собственноручно сделал ремарку «Первое дело сделано. Теперь на гребне этой волны добьемся расширения площади заповедника до границ 1938—51 гг.». Теперь в год 75-летия Жигулевского заповедника краеведы высоко ценят деятельность С. Д. Калинина на поприще ботанической историографии и популяризации ботанических знаний, чего крайне не хватает в наше время.

Заканчивая три сюжета о жизни и творчестве естествоиспытателей, хотелось бы обозначить общие закономерности в истории русского естествознания. Творчество ботаников — Софинского, Калинина и Липшица олицетворяет триединый подход к развитию ботанических знаний: локальный, региональный и академический. Несмотря на то что все эти подходы должны гармонично сочетаться в каждом профессионально работающем естествоиспытателе, все реже в работах ботаников можно выделить то или иное главенствующее направление.

Первое направление — локальное. Оно отвечает интересам изучения отдельно взятой, относительно небольшой, по крайней мере четко обозначенной территории. Софинский был природным коллектором. Благодаря его стараниям изучение флоры отдельно взятой местности (южные районы нынешней Самарской, северо-восточные — Саратовской и западные — Оренбургской областей) уже в начале века было образцовым. Отчасти сюда же можно отнести деятельность профессора Казанского ун-та К. К. Клауса (1796—1864) блестяще изучавшего локальные флоры (Клаус, 1952; Шмидт, Ильминских, 1982).

Второе направление, которое олицетворяет творчество С. Д. Калинина — региональное. Оно характеризуется обобщением ботанических знаний по любому из направлений в пределах административного или природно-территориального района. Калинин привлекало поприще историка и популяризатора науки. В этом же русле, но как флорист, работал и А. Ф. Терехов (1890—1974), автор замечательных определителей растений Среднего Поволжья (1939, 1948, 1969). Современным представителем этого направления в Среднем Поволжье является Т. И. Плаксина (2001).

И наконец, третье направление, академическое — обобщение и классификация знаний в рамках ботанической отрасли. Ярчайшим его представителем был С. Ю. Липшиц.

На этих основах долгие годы базировалось (и должно базироваться в последующем) развитие ботанических знаний. Однако в наши дни, к сожалению, следует констатировать выпадение (или резкое снижение интереса) первого звена — локального. Все меньше и меньше в ботанической среде находится беззаветных любителей ботаники, которые бы не считаясь с титулами и званиями любили бы и знали бы местные флоры и проводили бы многолетние глубокие и качественные ее исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Впредь именовать: «имени И. И. Спрыгина»* // Волжский комсомолец. Куйбышев, 1977. 24 июля.
- Калинин С. Д. Руководство к составлению ботанических коллекций. Куйбышев, 1949. 32 с.
- Кирпичников М. Э., Грубов В. И. К творческой биографии Сергея Юльевича Липшица // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89. Вып. 3. С. 149—162.
- Клаус К. Флоры местные приволжских стран. СПб., 1852. 312 с.
- Лавренко Е. М. Памяти Сергея Юльевича Липшица (1905—1983) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89. Вып. 3. С. 163—166.
- Матвеев В. И., Устинова А. А. Профессор Илья Семенович Сидорук (1900—1969) // Самарская Лука: Бюл. 1992. № 3. С. 252—262.
- Плаксина Т. И. Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара, 2001. 388 с.
- Русские ботаники. Биографо-библиографический словарь // Сост. С. Ю. Липшиц. Отв. ред. акад. В. Н. Сукачев. М., 1947а. Т. 1. А—Б. 345 с.
- Русские ботаники. Биографо-библиографический словарь // Сост. С. Ю. Липшиц. Отв. ред. акад. В. Н. Сукачев. М., 1947б. Т. 2. Быков—Горленко. 336 с.
- Русские ботаники. (Ботаники России—СССР). Биографо-библиографический словарь // Сост. С. Ю. Липшиц. Отв. ред. акад. В. Н. Сукачев. М., 1950. Т. 3. Горницкий—Ишереков. 488 с.
- Русские ботаники. (Ботаники России—СССР). Биографо-библиографический словарь // Сост. С. Ю. Липшиц. Отв. ред. акад. В. Н. Сукачев. М., 1952. Т. 4. Кабанов—Кюз. 644 с.
- Терехов А. Ф. Определитель весенних и осенних растений Среднего Поволжья и Заволжья. Куйбышев, 1939. 336 с.
- Терехов А. Ф. Определитель весенних и осенних растений Среднего Поволжья и Заволжья. 2-е изд., испр. и доп. Куйбышев, 1948. 463 с.
- Терехов А. Ф. Определитель весенних и осенних растений Среднего Поволжья и Заволжья. 3-е изд., испр. и доп. Куйбышев, 1969. 464 с.
- Шмидт В. М., Ильминских Н. Г. О роли К. К. Клауса в разработке методов сравнительной флористики // Бот. журн. 1982. Т. 82. № 4. С. 462—470.

SUMMARY

Biographical sketches of two botanists: D. M. Sofinsky (1880—after 1920) and S. D. Kalinin (1918—1990) are published for the first time, also is the correspondence of S. Ju. Lipschitz (1905—1983) and S. D. Kalinin on the publication of current volumes of «Dictionary of Russian botanists». With biographies of these three botanists taken as an example, some general regularities in development of the botanical knowledge are outlined.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

© И. Н. Сафронова, Т. К. Юрковская

ТАМАРА ГЕОРГИЕВНА ПОЛОЗОВА

(к 70-летию со дня рождения)

I. N. SAFRONOVA, T. K. YURKOVSKAYA. TAMARA GEORGIEVNA POLOZOVA
(ON THE 70-YEARS ANNIVERSARY)Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 17.05.2002

В 2002 г. Тамаре Георгиевне Полозовой, одному из ведущих биоморфологов Арктики, исполнилось 70 лет. Она родилась 17 июля 1932 г. в с. Виндрей Торбеевского р-на Мордовской АССР в доме деда — лесничего Павла Васильевича Бабина, где провела первые годы детства и эвакуацию (1941—1945). Мать, Лидия Павловна Полозова, была учительницей, отец, Георгий Владимирович Полозов — инженером-полиграфистом.



Жизнь в доме деда, постоянный контакт с природой Мордовии оказали большое влияние на выбор профессии Т. Г., способствовали развитию в ней качеств наблюдателя-натуралиста. Окончив школу с золотой медалью в Москве в 1950 г., она в том же году поступила на 1-й курс Биолого-почвенного факультета Московского государственного университета (МГУ), который окончила в 1955 г. по кафедре геоботаники. Специализация по геоботанике, а затем и по биоморфологии, была выбрана под влиянием И. Г. Серебрякова — талантливого педагога и страстного исследователя. Под его руководством были выполнены курсовые и дипломная работы. На ее увлечение выбранной специальностью большое влияние оказал также известный московский ботаник П. А. Смирнов.

Во время летней практики в его «вотчине» — Лужках на Оке. Интерес к морфологии растений получил дополнительный стимул при прохождении большого практикума на материале злаков и осок, которым руководил П. А. Смирнов.

Уже в университете Т. Г. начала специализироваться в области изучения биоморфологии тундровых растений. Ее дипломная работа была посвящена жизненным формам *Betula nana* в экологически контрастных условиях Хибинских гор. Однако после окончания МГУ она была направлена работать геоботаником не на Север, а в степи — в Казахстанскую комплексную экспедицию Министерства сельского хозяйства КазССР.

В конце 1955 г. Т. Г. переехала в Ленинград. С этого года началась работа (сначала временная) в Ботаническом ин-те им. В. Л. Комарова (БИН), с перерывом на два года (с января 1957 по май 1959 г.), когда она работала лаборантом в Ленинградском педагогическом ин-те им. А. И. Герцена.



Т. Г. Полозова с Б. А. Тихомировым на Таймыре.

Летом 1956 г. Т. Г. как сотрудник Отдела геоботаники приняла участие в своей первой экспедиции в Арктику, в низовья р. Лены. Летом 1959 г. снова участвовала в экспедиции Лаборатории растительности Крайнего Севера БИН в Большеземельскую тундру, а в октябре того же года была зачислена в аспирантуру Отдела геоботаники. Материал для диссертации на тему «Биология и экология ерника (*Betula nana* L.) в восточноевропейской тундре» был собран на Лесотундровом стационаре БИН на станции Сивая Маска. Результаты исследований по биоморфологии растений тундры и лесотундры изложены в серии статей и в диссертации, которую Т. Г. успешно защитила в 1965 г. Ее выводы о существовании нескольких форм роста *B. nana* были использованы С. А. Грибовой для разграничения широтных полос крупно- и мелкоерниковых тундр.

После окончания аспирантуры Т. Г. работала на временной работе в Отделе геоботаники и в Отделе систематики БИН. Она принимала участие в подготовке крупных печатных трудов геоботаников: «Полевой геоботаники» (Т. 3), сборника «Растительность Крайнего Севера и его освоение» (Вып. 8), «Арктической флоры» (Вып. 5) и др. В штат на постоянную работу зачислена в 1966 г. на должность младшего научного сотрудника.

Т. Г. Полозова принимала участие в организации Таймырского биогеоценотического стационара летом 1965 г. Многопрофильный исследовательский коллектив был сформирован прекрасным организатором науки, замечательным тундроведом и натуралистом Б. А. Тихомировым. Молодых геоботаников-тундроведов обогащала работа в контакте с разнообразными специалистами (мерзлововедами, почвововедами, микроклиматологами, зоологами, физиологами растений), расширяла их горизонты. Очень важен был живой обмен мнениями в «кают-компаниях» и непосредственный каждодневный рабочий контакт в тундре; возникающие проблемы часто решались на месте коллективно, в ходе творческого обсуждения.

Детально выполненные в условиях стационара биолого-морфологические исследования (изучено 232 вида сосудистых растений) позволили создать классификацию и составить спектры жизненных форм для северной части подзоны типичных тундр. Как основа для классификации была использована система Серебрякова, адаптированная применительно к растениям тундровой зоны, в частности характеристика жизненных форм детализирована в отношении низших единиц классификации. Последние выделены с учетом структуры моноподиальных побегов (всего 34 низшие единицы). Определены количественные соотношения жизненных форм как во флоре



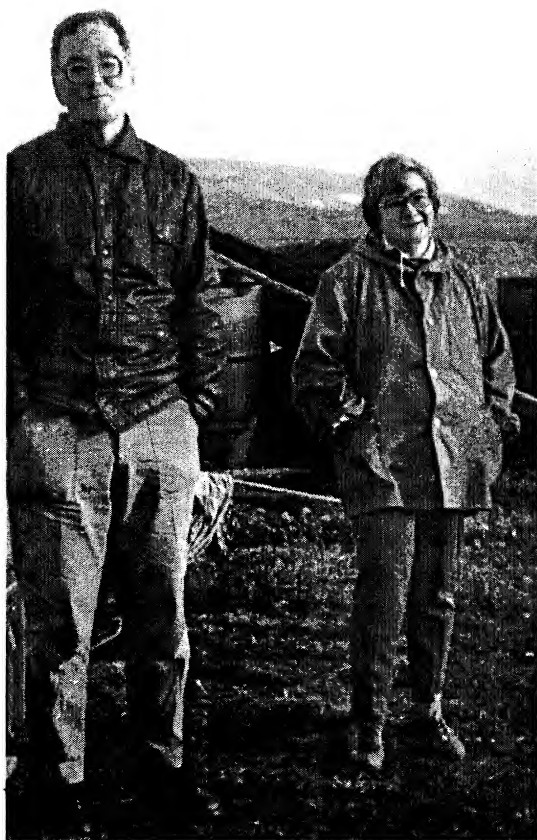
Таймыр. В ожидании вертолета.

в целом, так и в главнейших растительных сообществах. Прослежены тенденции в изменении их состава в зависимости от изменения важнейших экологических факторов (дренированности, мощности снежного покрова, глубины протаивания и т. д.). В дальнейшем проведено сравнение спектров биоморф для всех подзон таймырской тундры; собран материал для зонального профиля жизненных форм п-ова Ямал (по материалам О. В. Ребростой). Проведено сравнение с арктическими тундрами Таймыра и о-ва Врангеля.

Работы этого периода посвящены фенологии и сезонной динамике надземной фитомассы сообществ в типичных тундрах Таймыра. Выполнено сравнение сезонного развития растительных сообществ по фенологическим показателям в разные по температурным условиям годы. Для выявления типов ритмики были сопоставлены фазы вегетативного и генеративного циклов в общем ходе сезонного развития растений и выделены 3 группы растений по периодичности роста в отношении к фазе цветения: растения, заканчивающие рост до, после и одновременно с окончанием цветения. Было установлено, что рост происходит до известной степени независимо от смены фаз генеративного цикла, но все же у подавляющего большинства растений максимальная интенсивность роста наблюдается до наступления фазы цветения.

Особое место занимают работы по биологии и экологической морфологии важнейших доминантов тундровых сообществ — карликовой березки *Betula nana* и видов рода *Eriophorum*, включающие цикл разнообразных вопросов (семенное и вегетативное размножение, морфогенез, структуру клонов, строение корневых систем, сезонную динамику роста и т. д.). Впервые для тундровой зоны Т. Г. применила эколого-морфологический подход для решения вопросов динамики и структуры растительных сообществ. Примером могут служить ее статьи о кочкарных тундрах из *Eriophorum vaginatum* на Таймыре и Западной Чукотке, где эти сообщества представляют плакорную растительность, в частности была выявлена устойчивость кочкарной пушицы к воздействию пожаров.

В 1974—1977 гг. был предпринят ряд экспедиционных поездок на Восточную и Юго-восточную Чукотку на сезонный полустационар в районе залива Лаврентия, а также на полустационар в пос. Янакыннот, на оз. Иони и Гильмимлинейские горячие ключи, во время которых был продолжен сбор материала для характеристики жизненных форм сосудистых растений берингийской тундры, в том числе контраст-



Семейный дуэт. Т. Г. Полозова с Б. А. Юрцевым.

ных эколого-ценотических групп (например, хионофитов и хионофобов-криоксерофитов).

В течение трех полевых сезонов (1980—1982 гг.) на Западной Чукотке в условиях полустационаров Т. Г. изучала в сравнительном плане структуру степных, тундростепных и тундровых сообществ на основании анализа составляющих их биоморф. В 1985—1987 гг. принимала участие в комплексных исследованиях на о-ве Врангеля, продолжая изучение жизненных форм флористически богатой и самобытной берингской арктической тундры. Ею составлены спектры биоморф локальной флоры бухты Сомнительной, рядов сообществ серии геоботанических профилей и основных флороценотических комплексов. Биоморфологическое изучение структуры ряда плакорных сообществ на кислых и карбонатных породах выявило микросукцессии с резкими различиями между динамичными ацидофильными и более структурно стабильными сообществами на карбонатных породах. Основные результаты опубликованы в трудах полустационара бухты Сомнительной в 1984 г.

Тамара Георгиевна глубоко чувствует природу. Ей присуща тонкая наблюдательность и тщательность проводимых исследований повсюду, где приходилось работать: в Хибинах, Большеземельской тундре, на п-ове Гыдан, на Таймыре, на Чукотке и о-ве Врангеля. Она опытный и азартный коллектор тундровой флоры, автор многих замечательных находок растений в разных районах Чукотки.

Т. Г. Полозова неоднократно принимала участие в организационной работе по проведению научных симпозиумов, конференций и совещаний. Ею выполнено обновление экспозиции на ВДНХ «Круговорот веществ в тундровом биогеоценозе». На

XII Международном ботаническом конгрессе (Ленинград, 1975 г.) она была секретарем секции «Экологические аспекты изучения тундровой растительности» и секретарем симпозиума «Структура и эволюция жизненных форм цветковых растений», работала гидом-переводчиком в послеконгрессной экскурсии в Карелию и Хибины.

Т. Г., будучи одним из ведущих специалистов по биоморфологии растений, постоянно консультировала и консультирует сотрудников других отделов и учреждений, активно участвует в работе «Ботанического журнала». В Лаборатории географии и картографии растительности БИН она несет очень большую нагрузку как переводчик с русского языка на английский (и наоборот) и как редактор программ, отчетов, тезисов, докладов, писем. Из крупных работ подобного рода надо отметить перевод легенды для английского варианта международной «Карты восстановленной растительности Центральной и Восточной Европы» и многочисленные корректуры, создание библиографии по картам России на английском языке, перевод текстов и написание расширенных резюме для ежегодника «Геоботаническое картографирование».

Одним из важных человеческих качеств Тамары Георгиевны является отзывчивость, готовность прийти на помощь, часто бросив свои дела. Мы сердечно поздравляем Тамару Георгиевну Полозову с юбилеем. Желаем здоровья и творческих успехов.

Ниже приводим только основные публикации юбиляра.

Основные публикации Т. Г. Полозовой

1962. Семенное возобновление карликовой березки *Betula nana* L. в лесотундре Большеземельской тундры // Бот. журн. Т. 47. № 9. С. 1370—1375.

1964. Корневая система карликовой березки *Betula nana* L. в восточноевропейской лесотундре // Бот. журн. Т. 49. № 3. С. 387—395.

1966. К биологии и экологии карликовой березки (*Betula nana* L.) в восточноевропейской лесотундре // Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.; Л.: Изд-во «Наука». С. 166—225.

1970. Основные черты фенологии растений // Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Опыт стационарного изучения почвенно-растительных комплексов лесотундры. Л.: Изд-во «Наука». Ч. 1. С. 307—336. (Совместно с М. С. Боч).

Биологические особенности *Eriophorum vaginatum* L. как кочкообразователя (по наблюдениям в тундрах Западного Таймыра) // Бот. журн. Т. 55. № 3. С. 431—442.

1974. Некоторые данные о всхожести семян тундровых растений Западного Таймыра // Бот. журн. Т. 59. № 4. С. 588—592.

1978. Жизненные формы растений Таймырского стационара // Структура и функции биогеоценозов таймырской тундры. Л.: Изд-во «Наука». С. 114—143.

Фенологические наблюдения в основных растительных сообществах биогеоценологического стационара // Структура и функции биогеоценозов таймырской тундры. Л.: Изд-во «Наука». С. 144—165. (Совместно с Н. М. Деевой).

1979. Широтные изменения соотношений жизненных форм сосудистых растений на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Изд-во «Наука». С. 154—159.

1980. К эколого-биологической характеристике видов рода *Eriophorum* L. на Западном Таймыре // Биогеоценозы таймырской тундры. Л.: Изд-во «Наука». С. 131—144.

1981. Жизненные формы сосудистых растений в различных подзонах таймырской тундры // Жизненные формы, структура, спектры и эволюция. М.: Изд-во «Наука». С. 265—281.

Парциальная флора окружения горячих ключей: сосудистые растения // Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова (гидрология, структура растительности, автотрофные компоненты). Л.: Изд-во «Наука». С. 94—121. (Совместно с Б. А. Юрцевым).

1982. О нахожде степной осоки *Carex duriuscula* (Cyperaceae) на острове Врангеля // Бот. журн. Т. 67. № 8. С. 1142—1148.

1983. Состав биоморф и некоторые особенности структуры реликтовых степных сообществ Западной Чукотки // Бот. журн. Т. 68. № 11. С. 1503—1512.

Подушковые растения Чукотской тундры (биоморфологическая и экологическая характеристика) // Биологические проблемы Севера. Тез. X Всесоюз. симп. Магадан. Ч. 1. С. 95.

1984. Адаптивные особенности растений снежников и сухих щебнистых горных тундр Чукотки // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера: Тез. докл. (Всесоюз. совещ. Таллин. 27—30 ноября 1984 г.). С. 135—140.

1986. Жизненные формы сосудистых растений подзоны южных тундр на Таймыре // Южные тундры Таймыра. Л.: Изд-во «Наука». С. 122—134.

Влияние пожара на растительность южных гипоарктических тундр на Западной Чукотке // Бот. журн. Т. 71. № 12. С. 1657—1663.

1989. Дополнения и уточнения к списку сосудистых растений острова Врангеля. Сообщение I // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 94. Вып. 3. С. 79—88. (Совместно с Б. А. Юрцевым, Н. А. Секретаревой).

- Дополнения и уточнения к списку сосудистых растений острова Врангеля. Сообщение II // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 94. Вып. 4. С. 116—126. (Совместно с Б. А. Юрцевым, Н. А. Секретаревой).
1990. Жизненные формы кустарниковых видов *Salix* (*Salicaceae*) на острове Врангеля // Бот. журн. Т. 75. № 12. С. 1700—1712.
1994. Анализ биоморфного состава растительности южного склона г. Тундростепной (южный макросклон гор Сомнительных острова Врангеля) // Арктические тундры острова Врангеля. Л. С. 168—190.
- Структура растительности и некоторые особенности динамики пятнистых тундр южной приморской равнины острова Врангеля // Арктические тундры острова Врангеля. Л. С. 222—255.
1999. Опыт анализа данных о ресурсах флоры Российской Арктики // Растительные ресурсы. Т. 35. № 2. С. 1—14. (Совместно с Б. А. Юрцевым, О. В. Ребристой, Н. А. Медведевой).
2000. Структура флоры заповедника «Кивач» в контексте сравнения локальных флор на широтном профиле Восточной Фенноскандии // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. СПб. С. 63—68. (Совместно с И. Б. Кучеровым, С. Н. Милевской).

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 1)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

<i>Caragana decorticans</i> Hemsl. var. hissarica Sancz. var. nov.	107
<i>Caragana turkestanica</i> Kom. var. indurescens Sancz. var. nov.	108
<i>Veronica gentianoides</i> Vahl var. eglandulosa Assejeva var. nov.	109
Veronica sect. Montanae (Boriss.) Assejeva comb. nov.	109
Veronica sect. Pellidosperma (E. B. J. Lehm.) Assejeva comb. nov.	109
<i>Veronica longifolia</i> L. subsp. longifolia var. taigischensis (Stepanov) Assejeva comb. nov.	110
<i>Veronica longifolia</i> L. subsp. sachalinensis (Yamazaki) Assejeva comb. nov.	110

ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE FOSSILES

<i>Piceoxylon pavlovskiense</i> Blokhina et Bondarenko sp. nov.	89
<i>Laricioxylon pavlovskiense</i> Blokhina et Bondarenko sp. nov.	95

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© С. Г. Жилин

JIAO YU (YU JIAO), LI CHENGSEN (CHENG-SEN LI). YUNNAN FERNS OF CHINA. BEIJING, 2001. 238 P. (ЦЗЯО Ю (Ю ЦЗЯО), ЛИ ЧЕНСЕНЬ (ЧЕН-СЕНЬ ЛИ). ПАПОРОТНИКИ ПРОВИНЦИИ ЮНЬНАНЬ (КИТАЙ). ПЕКИН, 2001. 238 С.)

S. G. ZHILIN. JIAO YU (YU JIAO), LI CHENGSEN (CHENG-SEN LI). YUNNAN FERNS OF CHINA. BEIJING, 2001. 238 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: zhilin@ahl553.spb.edu
Поступила 16.04.2002

Известная английская исследовательница раннепалеозойских растений, проф. Di-
anne Edwards, указывает в «Предисловии» к этой книге, написанном на двух языках —
английском и китайском (как и вся книга), на трудности в сборе и культивировании
папоротников и их гаметофитов (заростков). На это у авторов и их помощников ушло 5 лет.

Палеоботаникам, занимающимся палеозоем, папоротники намного интереснее,
чем цветковые или голосеменные растения. Второй автор книги, проф. Cheng-Sen Li,
специалист по палеозойской флоре Китая, в последние годы приобщился к значи-
тельно более молодым флорам, чем палеозойские: многие статьи с его участием
посвящены мезозойским и кайнозойским растениям. Проф. Li находится в постоян-
ных разъездах и экспедициях как внутри Китая, так и по всему миру. Неудивительно,
что и современные растения оказались в сфере его исследований. Они необходимы
палеоботаникам для определения ископаемых остатков растений и для сравнительных
фитогеографических и таксономических сопоставлений. В своем кратком «Вступле-
нии» к книге проф. Li повествует о былом господстве на Земле папоротников и дает
краткое определение терминов. Проф. Li был организатором всей работы по сбору,
культивированию и фотографированию папоротников из провинции Юньнань для
рецензируемой книги.

«Содержание» начинается с подраздела «Systematic Positions» (с. 1—10). В
этой части представлена система включенных в книгу видов папоротников, состав-
ленная по данным крупного китайского птеридолога Renchang Ching (опубликованным
в 1978 г.). В ней приведены названия всех высших таксонов, от семейства до отдела.
Ниже дается перечень порядков, семейств и родов, вошедших в рецензируемую книгу.

MARATTIALES

Angiopteridaceae: Angiopteris

OSMUNDALES

Osmundaceae: Osmunda, Osmundastrum

POLYPODIALES

Lygodiaceae: Lygodium

Dicksoniaceae: Cibotium

Yunnan Ferns of China

中国云南 蕨类植物

焦瑜 李承森 著

Jiao Yu (Yu Jiao)

Li Chengsen (Cheng-Sen Li)

中国
云南
蕨类
植物



科学出版社



科学出版社

Cyatheaceae: *Alsophila*, *Sphaeropteris*
Dennstaedtiaceae: *Denstaedtia*, *Microlepis*
Lindsaeaceae: *Lindsaea*, *Stenoloma*
Hypolepidaceae: *Hypolepis*
Pteridaceae: *Pteris*
Sinopteridaceae: *Aleuritopteris*, *Leptolepidium*, *Chetlosoria*, *Onichium*
Adiantaceae: *Adiantum*
Hemionitidaceae: *Gymnopteris*, *Coniogramme*
Antrophyaceae: *Antrophyum*

Athyriaceae: *Athyrium*, *Athyriopsis*, *Cornopteris*, *Kuniwatsukia*, *Pseudocystopteris*, *Allantodia*, *Rhachidosorus*

Hypodematiaceae: *Hypodematium*

Thelypteridaceae: *Parathelypteris*, *Metathelypteris*, *Macrothelypteris*, *Phegopteris*, *Pseudophegopteris*, *Leptogramma*, *Glaphyopteridopsis*, *Cyclosorus*, *Pseudocyclosorus*, *Pronephrium*, *Dictioclyne*

Aspleniaceae: *Asplenium*, *Neottopteris*

Blechnaceae: *Brainea*, *Woodwardia*

Peranemaceae: *Diacalpe*

Dryopteridaceae: *Dryopteris*, *Polystichum*, *Cyrtomidictyum*, *Cyrtomium*, *Arachniodes*

Aspidiaceae: *Ctenitopsis*, *Tectaria*, *Pteridrys*

Bolbitidaceae: *Bolbitis*

Nephrolepidaceae: *Nephrolepis*

Davalliaceae: *Davallia*, *Araiostegia*, *Humata*

Dipteridaceae: *Dipteris*

Polypodiaceae: *Polypodiodes*, *Neocheiropteris*, *Neolepisorus*, *Lepisorus*, *Lemmaphyllum*, *Pyrrosia*, *Phymatopteris*, *Arthromeris*, *Microsorium*, *Colysis*

Drynariaceae: *Drynaria*, *Pseudodrynaria*

Platyneriaceae: *Platynerium*

Наибольшее число родов в книге — из семейств *Thelypteridaceae* (11) и *Polypodiaceae* (10). Наибольшее число видов — в роде *Pteris* (11 видов и 2 разновидности). Из *Dryopteris* — 11 видов, из *Asplenium* и *Polystichum* — по 9 видов, а для остальных родов приведено от 8 до 1 вида.

Главная часть книги, названная «Biological characters» (с. 11—230), является Атласом цветных фотографий (всего более 700), в котором для каждого из 172 приведенных видов (из 72 родов, отнесенных к 28 семействам) дано по 3—5 изображений. Каждый вид иллюстрирован либо целиком небольшим растением, либо его листом (листьями). Крупно даны цветные фотографии спорофилла, часто отдельно соруса или его части и обязательно — цветные фотографии заростка (gametophyte), иногда с двух позиций. Проф. Li замечает, что всего в Юньнани зарегистрировано более 1500 видов папоротников.

Качество цветных изображений в атласе превосходное. Единственное замечание: не всегда фотографии гаметофитов имеют необходимую резкость изображения. Досадно, что фотографии спор не приводятся вовсе, они бы очень украсили атлас и придали бы ему большую научную значимость. Тексты к каждому виду минимальны. В них лишь кратко сообщаются распространение и условия местообитания (порой с указанием высоты обитания над уровнем моря). Привожу несколько примеров кратких описаний, данных при каждом из 172 видов.

Angiopteridaceae — *Angiopteris hokouensis* Ching (с. 13—14).

Распространение: южный — юго-восточный Юньнань. Эндемик Китая. Обитание: в широколиственных лесах на высотах 280—870 м. 5 цветных фотографий — общий вид молодых растений (в лесной заросли), черешок, спорофиллы, сорусы, заросток (gametophyte).

Dicksoniaceae — *Cibotium barometz* (L.) J. Sm. (с. 20—21).

Распространение: южный — юго-восточный Юньнань. Обитание: на кислых почвах вдоль потоков в предгорьях и во влажных местах в лесах, на высотах 150—1700 м. 5 цветных фотографий.

Blechnaceae — *Brainea insignis* (Hook.) J. Sm. (с. 136—137).

Распространение: юго-восточный Юньнань. Обитание: обращенные к солнцу склоны холмов на высотах 450—1700 м. 5 цветных фотографий.

Dryopteridaceae — *Polystichum subacutidens* Ching ex L. K. Xiang (p. 164—165).

Распространение: юго-восточный Юньнань. Обитание: влажные камни в лесах на высотах 600—1300 м. 4 цветные фотографии.

Завершают издание 2 индекса названий растений на китайском и латинском языках (с. 231—238).

Этот очень красивый атлас не является справочником. Его нельзя назвать и определителем, несмотря на хорошие фотографии листьев и увеличенных их фрагментов со спороносными органами. Он вряд ли может быть использован для определения папоротников, так как для таких целей не был предназначен. Рецензи-

руемая книга является превосходным пособием для знакомства с растительным миром Юньнаньского нагорья, все еще загадочного как для профессиональных ботаников, так и для любителей растений любого уровня их подготовленности.

© М. Г. Пименов,¹ А. К. Сытин,² Е. В. Ключков³

НОВЫЕ ИРАНСКИЕ РАБОТЫ В ОБЛАСТИ СИСТЕМАТИКИ И ФЛОРИСТИКИ

M. G. PIMENOV, A. K. SYTIN, E. V. KLJUJKOV. NEW IRANIAN WORKS
IN FIELD OF SYSTEMATIC AND FLORISTIC BOTANY

^{1,3} Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

² Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 13.03.2002

Окончательный вариант получен 24.04.2002

Данные по систематике и географии иранских растений представляют для отечественных ботаников несомненный интерес. После выхода в свет первых выпусков «*Flora Iranica*» прошло много лет, и в богатейшей флоре Ирана сделаны интересные открытия и находки. Однако в результате ослабления связей международного ботанического сотрудничества о сегодняшней деятельности иранских флористов и систематиков известно очень мало.

Основным источником информации служит «*Iranian Journal of Botany*», выходящий с 1976 г. Он поступает в крупнейшие ботанические учреждения мира и полностью представлен в библиотеках Москвы и Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (С.-Петербург). Достаточно высокий полиграфический уровень издания позволяет воспроизводить карты и изображения растений хорошего качества, однако большинство таксономических публикаций носит частный характер.

Во время поездки по приглашению тегеранских ботаников в Иран в мае—июле 2001 г. с целью изучения растений местной флоры мы побывали в основных ботанических центрах, познакомились с местными ботаниками и получили некоторое представление о новейших публикациях, которые, как нам представляется, в Россию поступают не в полном объеме.

В этой заметке мы хотим сообщить о ботанических (главным образом флористических) публикациях иранских ботаников последних лет, которые мы видели в Иране, не входя в их подробную критическую оценку. Некоторые книги нам удалось приобрести.

«*Flora of Iran*». Издание осуществлено под эгидой центра ботанических исследований Ирана «*The Research Institute of Forest and Rangelands*». Секретари издания — М. Assadi, М. Khatamsaz, А. А. Maassoumi, V. Mozaffarian. Имеются иллюстрации, карты распространения видов и их описания на языке фарси.

Vol. 1. *Tamaricaceae*. 1988. 73 p.; Vol. 2. *Araceae*. 1988. 28 p.; Vol. 3. *Anacardiaceae*. 1988. 22 p.; Vol. 4. *Ulmaceae*. 1991. 26 p.; Vol. 5. *Violaceae*. 1991. 50 p.; Vol. 6. *Rosaceae*. 1992. 352 p.; Vol. 7. *Zygophyllaceae*. 1993. 49 p.; Vol. 8. *Dipsacaceae*. 1993. 110 p.; Vol. 9. *Resedaceae*. 1993. 54 p.; Vol. 10. *Juncaceae*. 1993. 77 p.; Vol. 11. *Frankeniaceae*. 1995. 12 p.; Vol. 12. *Saxifragaceae*. 1995. 21 p.; Vol. 13. *Caprifoliaceae*. 1995. 30 p.; Vol. 14. *Plantaginaceae*. 1995. 55 p.; Vol. 15. *Thymelaeaceae*. 1995. 29 p.; Vol. 16—17. *Gentianaceae*, *Menyanthaceae*. 1995. 58 p.; Vol. 18. *Mimosaceae*. 1995. 36 p.; Vol. 19—22. *Pinaceae*, *Taxaceae*, *Cupressaceae*, *Ephedraceae*. 1995. 58 p.; Vol. 23. *Grossulariaceae*. 1998. 13 p.; Vol. 24. *Solanaceae*. 1998. 112 p.; Vol. 25. *Primulaceae*. 1999. 93 p.; Vol. 26. *Nyctaginaceae*. 1999. 16 p.; Vol. 27. *Guttiferae*. 1999. 62 p.; Vol. 28. *Asclepiadaceae*. 2000. 57 p.; Vol. 29. *Aristolochiaceae*. 2000. 13 p.; Vol. 30. *Capparaceae*. 2000. 61 p.;

«Red Data Book of Iran. A Preliminary Survey of Endemic, Rare & Endangered Plant Species in Iran». Adel Jalii, Ziba Jamzad. With contributions from S. C. Shaw, A. A. Maassoumi, U. Assri, N. Mazhari, A. Rahmanpour. Tehran, 1999. Research Inst. of Forest and Rangelands («Красная Книга Растений Ирана») включает необычно большое для подобных изданий число видов (2405, в том числе 1727 эндемиков, что составляет около 22 % всей флоры страны, насчитывающей около 8000 видов). Видимо, основным критерием отбора видов для включения в «Красную книгу» служил эндемизм, так как все даже широко распространенные эндемики в нее вошли. Этим данное издание заметно отличается от большинства «Красных книг» других стран. Для каждого из включенных видов, расположенных по семействам, а в пределах семейства по алфавиту, даются латинское название, статус (4 категории: EN — исчезающие: 21 вид; VU — сокращающиеся в численности: 432 вида; LR — растения меньшего риска; DD — данных недостаточно), жизненная форма (85 % — травянистые многолетники, 6,7 % — однолетники, 6,9 % — кустарники и только 7 видов — эндемичные деревья), распространение по провинциям (останам) с указанием конкретных местонахождений и краткая экологическая характеристика. В предисловии приводятся интересные обобщенные характеристики. Кроме приведенных выше данных о жизненных формах эндемиков обратим внимание на то, что большинство эндемичных видов сосредоточено в пределах Ирано-Туранского региона (по Zohary и другим авторам) — 1452, тогда как в Эвксино-Гирканском регионе их только 115, а в Сахаро-Синдском и того меньше (52). Остальные 108 эндемиков отнесены к мультирегиональным. Из административных провинций на первом месте по числу эндемичных видов находится Азербайджан (включая Западный и Восточный, а также Ардабиль и Занджан) — 120 видов, а на втором — Хорасан — 114 видов. Интересно распределение видов «Красной книги» по семействам. Больше всего видов из семейства бобовых (580, в том числе 394 эндемика, а из них 216 — категории VU и 9 — категории EN). Этими весьма внушительными цифрами семейство обязано исключительно биоразнообразию в Иране рода *Astragalus* (в «Красную книгу» включено 358 видов астрагалов, т. е. более половины общего числа всех известных в настоящее время для этой территории). Далее следуют *Compositae* (соответственно 415; 393; 18), *Labiatae* (163; 129; 44; 5) и *Umbelliferae* (128; 100; 14; 2). Вместе эти 4 семейства включают 60 % иранских эндемиков. Авторы приводят также список эндемичных мопотипных родов флоры Ирана (виды этих родов даются с иллюстрациями). Здесь выделяются *Cruciferae* и *Umbelliferae* (по 8 таких родов в каждом). Хотя эти цифры довольно приблизительны и в книге есть ряд несомненных ошибок (но ведь она и называется «A preliminary survey...»), книга представляет немалый интерес для флористов, систематиков и специалистов в области охраны природы. В ней приводятся новые, нигде ранее не публиковавшиеся данные о распространении редких видов (по данным гербария TARI). Книга есть в библиотеке БИН.

«Flore de l'Iran en couleurs naturelles». A. Ghahreman («Иллюстрированная флора Ирана») представляет собой во многих отношениях необычное многотомное издание. Это совместный проект Тегеранского ун-та и Института лесов и пастбищ — центра иранской ботаники. Уже вышло 22 выпуска, каждый из которых включает 125 видов; издание продолжается. Каждый вид представлен на отдельной цветной таблице (формат A4), включающей фотографии растений, выполненные в природе, а также отдельные его части (рис. 1), на обратной стороне каждой таблицы даны латинское название, важнейшие синонимы, описание вида на фарси и французском (в последних выпусках также и на английском) и важнейшие местонахождения (рис. 2). Таблицы пронумерованы, но не сброшюрованы (вложены в папку-конверт). Расположение видов в каждом выпуске определялось, видимо, только готовностью таблиц. Такой способ представления материала позволяет располагать таблицы в свободном порядке и сочетать их в разнообразных комбинациях, например отобрать

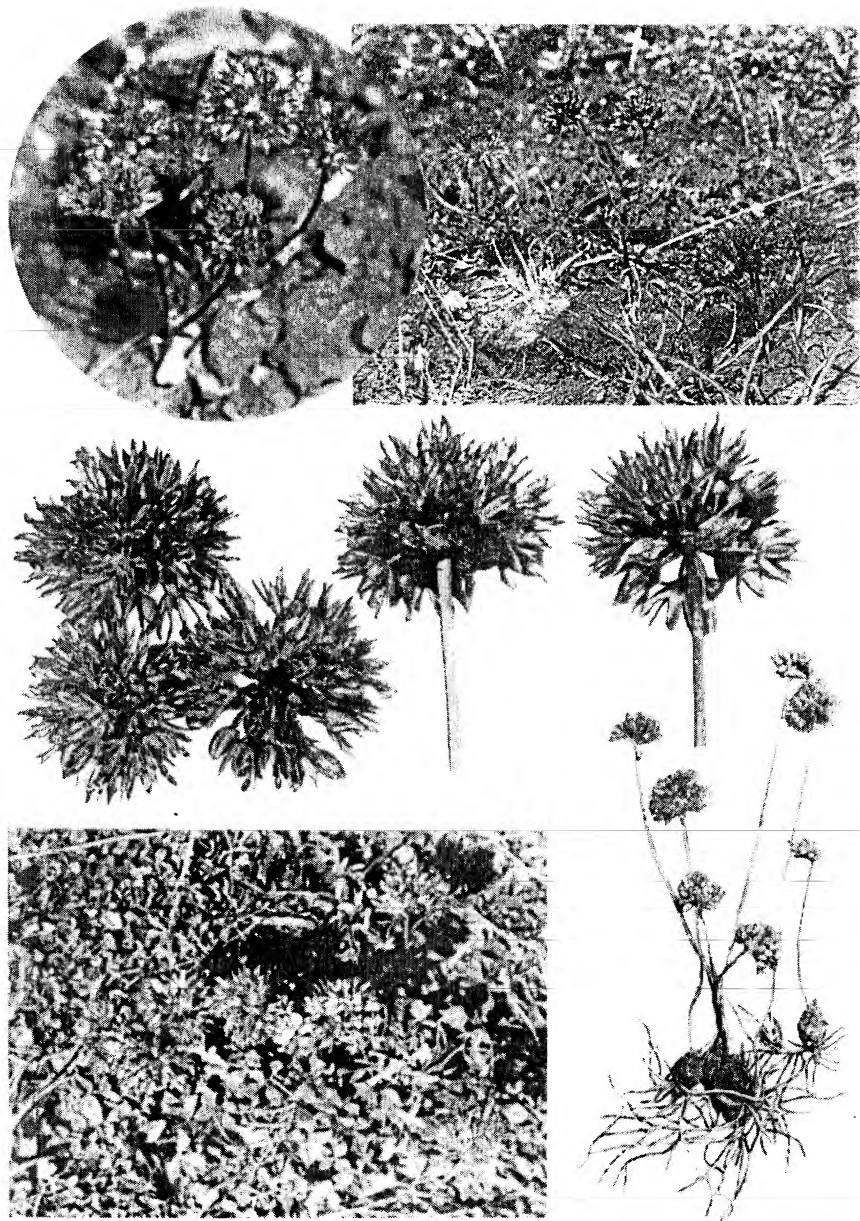


Рис. 1. Образец таблицы-иллюстрации из «Flore de l'Iran en couleurs naturelles».

все таблицы по какому-то семейству или географическому району и т. д. Это очень удобное пособие для преподавания, и мы видели, как студенты Тегеранского ун-та используют эти таблицы для подготовки к занятиям и экзаменам. Издание имеет, конечно, и научное значение. В нем дано изображение 2500 видов иранской флоры. Качество таблиц, особенно в последних выпусках, высокое, но, к сожалению, авторам не удалось избежать ошибок в определении растений сложных в таксономическом отношении групп. Некоторые из выпусков (но не последние) имеются в библиотеке БИН.

CLASSIS : MONOCOTYLEDONES
ORDO : LILIFLORES
FAMILIA : LILIACEAE=(ALLIACEAE)
GENUS : ALLIUM

Allium capitellatum

گونه‌ای پیاز کوهی گیاه پایا، کوهستانی، کوتاه، دارای پیاز تخم‌مرغی - پهن دراز و به قطر ۲ - ۱ سانتیمتر، پوشیده از فلس‌های غشائی متعدد. پوشش خارجی آن سیاه رنگ و کاغذین و غشائی.

ساقه : یا هامپ (تیرک گل) کوتاه، به ارتفاع ۲۰ - ۱۰ سانتیمتر، ایستاده یا کمی خیزان، استوانه‌ای، صاف یا زبر.

برگ : ۱-۳ (۱-۲) عدد، نیمه استوانه‌ای، در قاعده نازک و تنخی، در سطح روئی ناودانی، به عرض ۵/۵ - ۵/۱ میلیمتر.

گل : ارغوانی یا سبزمتمایل به سفید با رگه‌های بنفش، مجتمع در گل‌آذین کوچک چتری - گروی، پرگل و متراکم، ۱۱/۲ - ۱۱ بار بلندتر از دملگ به طول (۱۲-۸) میلیمتر، چمچه (اسپات) کوتاه‌تر از چتر، دارای دو کنه تخم‌مرغی، تقریباً نوکدار، گلپوش استکانی، دارای تقسیمات بیضی - تخم‌مرغی بنا تخم‌مرغی - پهن دواز، تقریباً نوک نیز، دارای رگبرگ میانی پر رنگ، ضخیم، میله برجه‌ها در پایین عریض و چسبیده بهم، ۳ میله از آنها (به‌طور متناوب) دارای دو زائده کوتاه طرفی. تماماً در بالا باریک شده و بلندتر از گلپوش.

موسم گل : خرداد - تیر

انتشار جغرافیائی : شمال: الموت، کوه نیزوا در ارتفاع ۳۲۰۰ متری، کجور، دره رودخانه چانوس - یل رنگوله، غرب: کوه نور، بخش مرکزی: کوه کوکلاز - سیرکوه، زردکوه و کوه‌رنگ در بختیاری؛ تاق سیردان بین کوه‌رنگ و بازوفت؛ البرز و اطراف تهران: امام‌زاده هاشم، دماوند، رینه، بین دماوند و دریاچه تار - کندوان.

عکس نمونه : البرز: دیزین (در ارتفاع ۳۵۰۰ متری) نزدیک کرج

منابع دیگر : فلور ایران - نوشته احمد پارسا، جلد پنجم، صفحه ۲۹۹

فلورا ایرانیکا - کارل هینز شینگر "آلیاس" نمرة ۷۶، صفحه ۲۵

Allium capitellatum Boiss.

Plante vivace, alpine, naine, à bulbe ovale-oblong, à 1-2 cm de diam., à tuniques membraneuses; à l'extér. noires, papyracées

Tige : ou hampe naine, à 10-30 cm. de long dressée ou peu ascendante, cylindrique, lisse ou scabre.

Feuille : de nombre (1-)2-3, semi cylindrique, filiforme, à la base et canaliculée en dessus, à 0/5-1.5mm. de large.

Fleur : purpurine ou verte-blanchâtre à nervures violacées, en umbelle petite-globuleuse, multiflore-dense, 1-1/2-2 fois plus longue que les pédicelle à 8 (12)mm. de long.; spathes plus courtes que l'ombelle, à 2 valves ovales, brièvement mucronées; périanthe campanulé, à divisions elliptiques ovales ou ovales-oblongues, presque aigues, à nervure médiane foncée, épaisse; filets dilatés et soudés à la base. 3 filets (alternativement) à 2 appendices courts, latéraux, tous atténués et longuement dépassant le périanthe.

Floraison : Juin-Juillet

Distribution : Nord: Alamut, Kuhé Nyzeva 3200m., Kodjur, vallée fluviale Tchalus, polé Zanguléh; Ouest: Kuhé Nur; Centre: Kuhé Kul-lar, Sabs Kuh, Zard Kuh et Kuhrangue de Bakhtiari, Tagh Sirdan entre Kuhrangue et Bazoft. Elburz: environs de Téhéran Imamzadéh Hashem, Demavand. Reynéh, entre Demavand et Tar Kandavan

Photographie prise: Elburz: Dizine 3500 m. près de Karadj (TUH No. 6975)

A. Ghahreman
Prof. à la Faculté des Sciences, Université de Téhéran
Flore de l'Iran en couleurs naturelles
Publié et distribué par l'Institut de Recherches des
Forêts et des Pâturages B.P. 131-116,
Téhéran, Iran

احمد تهرمان، استاد دانشکده علوم دانشگاه تهران
فلور رنگی ایران
طرح مشترک مؤسسه تحقیقات جنگلها و مراتع و دانشگاه تهران
مرکز بخش و فروش در ایران و خارج از کشور.
مؤسسه تحقیقات جنگلها و مراتع، تهران، انویان تهران کرج، کیلومتر ۱۵،
مستودق پستی ۱۱۶ - ۱۳۱۸۵

Рис. 2. Обратная сторона таблицы-иллюстрации.

«Biodiversity of Plant Species in Iran». Vol. 1. A. Ghahreman, F. Attar, Tehran University, Tehran. 1999. 1176 p. + 36 p. in Farsi⁴ («Биоразнообразие видов растений в Иране») представляет собой попытку дать в одном (правда, громадном) томе различные аспекты разнообразия растений флоры Ирана. Том включает несколько неравных частей: краткое описание растительности Ирана; полный список видов флоры страны (7576 нумерованных видов в алфавитном порядке; затем то же самое с расположением по семействам); список одновидовых (в Иране) родов с цитатой из протолога для каждого из включенных в этот список 556 видов; список эндемичных видов флоры Ирана с такими же ссылками на первоописание (1810 видов); карты распространения в Иране 436 из этих видов (очень неполные); кратко аннотированные списки редких видов (в алфавитном порядке и по семействам); карты распространения 1228 редких видов (еще более схематичные, чем предшествующей картографической части; для большинства видов распространение показано одной крупной точкой); список видов, находящихся под угрозой исчезновения (в реальности) — это перечень 38 видов, собранных европейцами 80—160 лет назад, хранящихся в зарубежных коллекциях и впоследствии новыми находениями не подтвержденных. Книга завершается библиографией по флоре Ирана, включающей около 1800 названий, несомненно очень полезной. В разных частях книги имеются также многочисленные статистические выкладки, полученные путем анализа списков. В целом книга производит неоднозначное впечатление. Видимо, основной список видов и его производные нельзя признать критическими. Создается впечатление, что это компиляция из других изданий, в первую очередь из «Flora Iranica». Поэтому всеми этими данными нужно пользоваться с осторожностью. Но даже в этом случае книга полезна для общей ориентировки в иранской флоре и как справочное издание.

В последнее время появились региональные «флоры» некоторых провинций. Мы познакомились с некоторыми из них. Две написаны активным тегеранским ботаником V. Mozaffarian, многочисленные гербарные сборы которого хранятся в Центральном гербарии Ирана (TARI). Это «Flora of Khusistan» (Vol. 1. 1999. 282 + 22 p.) и «Flora of Yazd» (2000. 472 + 30 p.), написанная при участии M. Mirvakili, Gh. Bazegari. Имеется также хорошо иллюстрированная «Flora of Guilan» (Vol. 1. *Pteridophytes, Gymnosperms*. F. Ghahremani-Nejad, Guilan University Press: 1999). 56 p. Над конспектами флоры провинций сейчас работают многие университеты. Некоторые, например Университет им. Фирдоуси в столице Хорасана — Мешхеде, имеют травохранилища, обладающие хорошими коллекциями, но, к сожалению, этикетки в них написаны на фарси. Тем не менее этот гербарий публикует отдельными выпусками конспект «Flora Khorassanica. Checklist extracted from Flora Iranica» (Vol. 1. H. Safavi. 176 + 37 p.). Дата выхода не указана на титульном листе. Хотелось бы закончить наш краткий обзор необычной для иранских ботаников работой, выполненной в Мюнхенском ун-те и напечатанной целиком на английском языке: H. Akhani. «Plant biodiversity of Golestan National Park, Iran» // *Stapfia*, 53. 1998. 409 p. Флора Гюлистанского заповедника выполнена, на наш взгляд, образцово. Издание посвящено памяти P. Wendelbo (1927—1981) и K. Y. Rechinger — основоположников флористического изучения этой территории.

Благодарности

Авторы благодарят проф. F. Ghahremani-Nejad (Тегеранский педагогический ун-т) за блестящую организацию визита в Иран, позволившую посетить многие ботанические подразделения университетов; A. Ghahreman (Тегеранский ун-т), подарившего нам многие издания; проф. A. A. Maassoumi — за консультацию и помощь в подготовке данной статьи.

⁴ Указывая число страниц, обозначенных только арабскими цифрами, мы сталкиваемся с очень специальной библиографической проблемой пагинации. Резюме в конце книги написано на фарси на 30 страницах, обозначенных соответствующими знаками, причем страницы располагаются в полную противоположность нашим книгам от конца к началу.

ХРОНИКА

УДК 06.053

© Т. В. Егорова,¹ В. В. Жуковский²О 52-М СЪЕЗДЕ ПОЛЬСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА
(23—28 СЕНТЯБРЯ 2001 г., ПОЗНАНЬ, ПОЛЬША)T. V. EGOROVA, W. W. ŻUKOWSKI. ON THE 52nd CONFERENCE OF THE POLISH BOTANICAL SOCIETY
(23—28 SEPTEMBER, 2001, POZNAN, POLAND)¹ Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: egorova@herb.bin.ras.spb.ru² Uniwersytet im. Adama Mickiewicza, Zakład Taksonomii
Roślin, al. Niepodległości, 14, 61—713, Poznań, Poland
E-mail: zukowski@main.amu.edu.pl
Поступила 01.08.2002

52-й съезд Польского Ботанического общества (ПБО) проходил в г. Познани, в Университете им. Адама Мицкевича, 23—28 сентября 2001 г. под девизом «Ботаника в эпоху молекулярной биологии». В соответствии с традицией 23 сентября, накануне официального открытия съезда, под председательством профессора **W. Żukowski**, заведующего Отделом таксономии факультета Биологии, проходила Генеральная Ассамблея делегатов ПБО, на которой на второй срок был выбран Президент ПБО проф. **Z. Mirek**, директор Института ботаники Польской Академии наук (г. Краков), а также новый состав Главного совета ПБО. Был заслушан отчет о работе общества за период между съездами. Съезды ПБО проходят 1 раз в 3 года.

Торжественное открытие 52-го съезда, на который собралось 942 участника, включая 17 зарубежных ботаников (из Белоруссии, Венгрии, России, Словакии, США, Украины и др.), состоялось 24 сентября в Актовом зале главного университетского здания. Председествовал на открытии съезда президент ПБО проф. **Z. Mirek**. С приветственным словом к участникам и гостям съезда обратился председатель Познаньского отделения ПБО проф. **M. Zenkteler**, который затем передал слово ректору Университета проф. **S. Jurga**. Тепло поприветствовав всех собравшихся, ректор сделал доклад о ботанических исследованиях в Университете.

Были зачитаны приветствия 52-му съезду ПБО от Ботанических обществ многих стран (Англии, Болгарии, Германии, Чехии, США и др.). С теплым приветствием от президента Русского Ботанического общества, чл.-корр. Российской Академии наук Р. В. Камелина выступила **Т. В. Егорова**. В этом приветствии отмечалась тесная связь между польскими и русскими ботаниками в 20—30-е годы прошлого века в лице Й. Пачоского, С. Кульчинского, В. Гаевского, В. Шафера, В. Н. Сукачева и многих других и выражалась надежда на новый подъем научных контактов между Польшей и Россией.

Затем состоялась церемония награждения медалями ПБО и избрания почетных членов общества. Медаль имени **W. Szafer** получила проф. **M. Ralska-Jasiewiczowa** за достижения в области палеоботаники. 7 медалей имени проф. **В. Hryniewicz** были вручены за популяризацию ботанических знаний. На съезде торжественно объявили о присуждении высокой правительственной награды — премии Речи Посполитой выдающемуся польскому дендрологу **K. Browicz** за его 10-томный широко

известный, очень важный труд «Chorology of Trees and Shrubs in South-West Asia and adjacent regions» (Browicz, 1982—1996). Сама награда была вручена **K. Browicz** в конце 2001 г., в Варшаве. Один из соавторов настоящей статьи (**Т. В. Егорова**) пользуется случаем, чтобы от лица российских ботаников еще раз сердечно поблагодарить **K. Browicz** за передачу им в дар Библиотеке Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова в С.-Петербурге полного комплекта этого бесценного труда.

В тот же день после небольшого перерыва состоялось пленарное заседание с 4 докладами. В докладе проф. **J. Szweykowski** (Отдел генетики, Институт экспериментальной биологии, г. Познань) «Система и систематика на пороге нового тысячелетия» было отмечено, что систематика как наука, конечной целью которой является построение системы всех организмов, обогащается в последнее время важными молекулярными данными, на которые возлагается большая надежда при решении проблем филогении. Причем молекулярная систематика, первоначально основанная на анализе последовательности чередования аминокислот в белках, вышла на новый этап в исследованиях и в настоящее время базируется на сопоставлении последовательности чередования нуклеотидов в молекулах нуклеиновых кислот. Данные молекулярной систематики позволили, в частности, по-новому взглянуть на филогенез водорослей и мохообразных.

В докладе проф. **A. Jerzmanowski** (Институт экспериментальной биологии растений, Варшавский ун-т, Институт биохимии и биофизики, г. Варшава) «Что дальше? Молекулярная биология растений после завершения секвенирования генома *Arabidopsis thaliana*» были представлены результаты изучения секвенирования (последовательности) нуклеотидов у *Arabidopsis thaliana* — однолетнего растения сем. *Brassicaceae*, выполнявшегося в рамках Международной программы и законченного в декабре 2000 г. Усилиями многих исследователей было установлено, что в 5 хромосомах этого растения находится около 255 000 генов (их немногим меньше, чем у человека, и почти вдвое больше, чем у *Drosophila*), причем 150 семейств генов свойственны только растениям. Было определено, что около 30 % генов не выполняют ни одной из известных к настоящему времени функций. Функциональная классификация 70 % генов *Arabidopsis*, произведенная на основании сравнения последовательности чередования их нуклеотидов с базой данных, показала, что 1/3 из них связана с метаболизмом клетки, а 2/3 — с регуляцией транскрипции, защитой от патогенов, с ростом и развитием. В докладе было отмечено, однако, что все функциональные классификации, производимые на основе гомологии последовательности чередования нуклеотидов, приблизительны, а многие записи секвенирования нуклеотидов, содержащиеся в базах данных, имеют серьезные ошибки. В связи с этим следующим этапом в изучении генома *Arabidopsis* должно быть экспериментальное подтверждение функции генов. Основную роль в этом масштабном исследовании сыграют микроматрицы DNA, а также комплексный анализ белков *Arabidopsis* при помощи новых методов протеомики. В качестве примера в докладе был представлен анализ потенциальных комплексов, реконструирующих хроматин у этого вида, с показом превосходных слайдов, отражающих тонкость и блестящие технологии проведенных исследований.

В докладе **J. Fabiszewski** (кафедра ботаники и физиологии растений, Сельскохозяйственная Академия, г. Вроцлав) «Сможет ли молекулярная биология совершить переворот в экологии?» сообщалось о возникновении новой отрасли в биологии — филогеографии, ее методах и вкладе в экологию. Были рассмотрены белки растений при термическом шоке и молекулярные основы толерантности растений к засухе. Отмечена важность генотипной изменчивости для познания биологии инвазионных растений, а также редких видов, находящихся на грани исчезновения. Рассмотрены возможности применения молекулярных методов при изучении популяций растений, биоценозов и экосистем.

В докладе **J. B. Faliński** (Беловежская геоботаническая станция Варшавского ун-та) «Биологические инвазии и охрана аборигенной природы» было показано, что инвазия адвентивных видов, внедряющихся в естественные ценозы, является угрозой существ-

вования аборигенных видов, сообществ, биоценозов, биотопов и ландшафтов. Рассмотревались разные аспекты этой проблемы: причины и развитие инвазий; факторы, благоприятствующие им; экологические и географические инвазии и образование вторичных ареалов; соотношение между местными и адвентивными видами; свойства чуждых местной флоре видов, способствующие захвату новых биотопов (полиплоидия, мутации, образование гибридов с аборигенными видами); стратегия прочного встраивания адвентиков в структуру местных сообществ и биоценозов. Были предложены практические решения проблемы борьбы с инвазией растений и животных.

В последующие дни съезда проходили секционные заседания. На съезде работали 12 секций: I. Анатомия, цитология и эмбриология растений; II. Бриология; III. Дендрология; IV. Физиология и биохимия растений; V. Фикология; VI. Геоботаника и охрана растительного покрова (в эту секцию входило 5 подсекций: А. *Молекулярная, генетическая и морфологическая изменчивость растений*; В. *Общие проблемы географии растений*; С. *Флора и ее антропогенные преобразования*; D. *Биология и экология отдельных видов*; E. *Структура и динамика растительности*); VII. История ботаники; VIII. Культура тканей растений; IX. Лихенология; X. Микология; XI. Ботанические сады и Арборетумы; XII. Палеоботаника.

Систематика сосудистых растений не была выделена в отдельную секцию: доклады по этому разделу ботаники вошли в I-ю подсекцию VI секции. Каждая секция включала как устные, так и постерные доклады. В рамках IV секции было прочитано также 6 лекций. Всего на секциях было заслушано 192 доклада и представлено 488 (!) постерных сообщений. Последние были сгруппированы по секциям и экспонировались в разных помещениях Университета. Прекрасно иллюстрированные и снабженные содержательным текстом постеры привлекали большое внимание участников съезда. Здесь следует сказать о замечательной инициативе организаторов съезда, благодаря которым в Материалах съезда (*Botanika...*, *Materiały...*, 2001) наряду с тезисами устных докладов были опубликованы и тезисы постерных сообщений, и таким образом удалось не только сохранить обширный пласт научной информации, содержащейся в постерах, но и сделать ее доступной для более широкого круга ботанической общественности.

Не имея возможности дать обзор тематики докладов, сделанных на заседаниях всех 12 секций съезда, мы ограничимся информацией о направлениях научных исследований, отраженных в докладах (в устных и постерных) на некоторых подсекциях секции Геоботаники, а также на секциях Палеоботаники и Истории науки и представляющих, на наш взгляд, наибольший интерес для российских ботаников.

Серия докладов была посвящена *систематике разных групп сосудистых растений*, нередко с применением новейших методов исследования, или анализу признаков таксонов и их изменчивости в связи с систематикой. Приведем названия ряда докладов: **J. Karcz, R. Hasterok, J. Małuszyńska** (г. Катовице) «Значение микроструктурных признаков генеративных органов в таксономии и филогении сем. *Brassicaceae*»; **J. Mitka** (г. Краков) «*Aconitum* subgen. *Aconitum* в Польше»; **J. Zalewska-Galosz** (г. Краков) «Гибриды *Potamogeton* в Польше»; **J. Minasiewicz** (г. Гданьск) «Морфологическая и генетическая изменчивость популяций некоторых видов *Dactylorhiza* секции *Dactylorhiza* в Польше»; **K. Latowski, A. Terpo** (города Познань и Будапешт) «Семена рода *Arum* — их структурная дифференциация и значение для таксономии»; **A. Czarna** (г. Познань) «Таксономический статус *Galeobdolon montanum*»; **A. Boratyński, K. Marcysiak, M. Mazur** (г. Курник близ Познани) «Морфологическая дифференциация *Juniperus phoenicea* на Иберийском п-ове»; **Z. Głowacki, J. Krechowski** (г. Седльце) «Таксономические проблемы рода *Taraxacum*»; **A. Kreft, M. Truchan** (г. Слупск) «Внутривидовая изменчивость плодов и семян некоторых видов *Plantago*»; **J. Mytnik** (г. Гданьск) «Попытка классификации *Cyclopogoninae* Szlach. (*Spirantheae, Orchidaceae*)»; **M. Sawicka** (г. Гданьск) «Проблемы классификации рода *Vanilla* (*Vanilloideae, Orchidaceae*)»; **M. Szczepanik-Janyszek** (г. Познань) «Новая таксономическая классификация видов секции *Muehlenbergianae* рода

Carex»; **M. Ślósarz, L. Urbaniak** (г. Познань) «Дифференциация между соседними популяциями *Carex arenaria* L. на о-ве Wolin по морфологическим признакам мешочков и плодов».

О разных аспектах исследований на уровне популяций видов было изложено в следующих докладах: **E. Brzosko, A. Wróblenska** (г. Белосток) «Аллозимная дифференциация и генетическая структура островных популяций *Cypripedium calceolus* в долине р. Biebrza»; **K. Nowicka-Falkowska** (г. Седльце) «Популяции *Listera ovata* как объект экологических исследований»; **M. Ciaciura, E. Stępień, J. Dudzińska, R. Czeraszewicz** (г. Щецин) «Пространственная структура популяций *Myrica gale* на Bagna Rozwarowskie». Исследование проведено в связи с угрозой исчезновения вида в западном Поморье Польши; **G. Bzdon, M. Ciosek** (г. Седльце) «*Carlina onopordifolia* Bess. на возвышенности Pińczów». Редкий вид, встречающийся на юго-востоке Польши и в зап. Украине, занесен в «Красную книгу Польши»; **D. Tumidajowicz** (г. Краков) «Сравнительно-возрастная структура популяций альпийских кустарников — *Rhododendron hirsutum* и *R. ferrugineum* в Альпах»; **K. Zygmunt, M. Klimko** (г. Познань) «Морфогенетическая вариабельность естественно возобновляющихся популяций *Pseudotsuga taxifolia* в Польше»; **R. Plackowski** (г. Петркув-Трыбунальский) «Динамика *Carex chordorrhiza*» и др.

Темой других докладов было географическое распространение отдельных родов и видов: **K. Rostański** (г. Катовице) «Распространение видов *Oenothera* в Европе»; **T. Maliński** (г. Познань) «Род *Rubus* на юге Великопольского региона»; **J. Czulik-Pokorny** (г. Вроцлав) «Род *Dactylorhiza* в Судетах»; **T. Korniak** (г. Ольштын) «Причины экспансии *Avena strigosa* на северо-востоке Польши», и др.

Методике картирования ареалов растений была посвящена работа **A. Zajac** (г. Краков) — «Основные аспекты шкалы в фитогеографических исследованиях».

Большое число сообщений отображало итоги флористического изучения национальных парков, заповедников, охраняемых территорий и отдельных регионов Польши, а также данные о новых местонахождениях редких видов.

Многие доклады содержали данные об антропогенных изменениях флоры и разных аспектах изучения адвентиков. Вот некоторые из сообщений по этой тематике: **B. Jackowiak** (г. Познань) «Методологические аспекты изучения синантропизации флоры»; **A. Machnik** (г. Познань) «Синантропизация берегов озер, принадлежащих к системе Тарновских озер (юг Великопольского региона)»; **W. Adamowski, L. Dvorak** (Польша, Белоруссия) «Адвентивные древесные виды Беловежской Пуши»; **Z. Sobisz** (г. Слупск) «О распространении *Chrysanthemum segetum* в Польше»; **A. Terpó** (г. Будапешт) «Растительность ж.-д. станций в Будапеште»; **B. Tokarska-Guzik** (г. Катовице) «Распространение и инвазия некоторых заносных видов (кенофитов) в Польше»; **Z. Celka** (г. Познань) «Реликты древнего культивирования растений в Польше». В этом оригинальном докладе было показано, что ряд видов, встречающихся в определенных местообитаниях (вблизи крепостей, замков, в монастырских садах, на стенах), являются реликтами их культивирования в доисторическое время и в средние века. Это *Malva alcea*, *Lavatera thuringiaca*, *Allium scorodoprasum*, *Isatis tinctoria* и *Hyssopus officinalis*. Заметим, что большая монография **Z. Celka** (1999) о растениях-реликтах древнего культивирования, произрастающих на земляных укреплениях Великопольского региона Польши, была удостоена в 2000 г. премии Университета им. А. Мицкевича. В связи с актуальностью исследований, получивших отражение в названных выше докладах, считаем полезным проинформировать коллег о недавно изданной (под редакцией **B. Jackowiak** и **W. Żukowski**) коллективной монографии «Mechanisms of anthropogenic changes of the plant cover» (2000), включающей работы многих польских ученых, посвященные проблемам антропогенных изменений растительного покрова, а также синантропизации флоры и растительности.

В докладах часто звучала проблема охраны растений и растительных сообществ в связи с отмечаемой угрозой исчезновения видов и антропогенными изменениями растительного покрова. Вот темы некоторых из них: **L. Bernacki** (г. Катовице) «Угроза орхидным Польши в связи с сокращением их ареалов»; **B. Bosiacka** (г. Щецин)

«Редкие и охраняемые виды растений в приморских сосновых лесах на западе Польши»; **M. Ciosek, E. Celińska** (г. Седльце) «Охрана видов растений в природном заповеднике бывшего Седльского воеводства»; **M. Grzybowski** (г. Ольштын) «Редкие и охраняемые растения в „Czarny Piec” близ Jedwabno (район Ольштынских озер)»; **Z. Dzwonko, S. Loster** (г. Краков) «Виды-индикаторы старых лесов и их значение для охраны природы»; **R. Kochanowska** «Факторы, угрожающие существованию лугов из *Trollius* в центральной Померании». Часть докладов содержала региональные списки сосудистых растений, находящихся под угрозой исчезновения, а также списки подлежащих охране растительных сообществ. Об одном из таких списков сообщалось в докладе **J. Herbieh** (г. Гданьск) «Красный список наземных (terrestrial) растительных сообществ северо-восточной Померании».

В одном из докладов (**P. Madanecki** с соавторами, г. Гданьск), заслушанных на секции «Геоботаника...», рассматривался вопрос о *создании в Интернете ботанических баз данных* и в частности рассказывалось о проекте размещения в нем «Атласа лекарственных растений».

На секции «Палеоботаника» было представлено сообщение **A. Kohlman-Adamska, M. Ziemińska-Tworzydło** (г. Варшава) «*Fusospolenites* Kedves 1978, обычный род в палеогеновых отложениях и его ботаническое родство», где показана принадлежность рода к подсем. *Quercoidae*, а также доклады **F. Velichkevich, E. Zastawniak** (г. Минск; г. Краков) «Плиоценовая флора Cholmecz (юго-восточная Беларусь) по находкам плодов и семян»; **E. Wcisło-Luraniec** (г. Краков) «Древовидные папоротники из верхнего мела Польши»; **J. Wójcicki, J. Koyar-Eder** (г. Краков; г. Вена) «Плоды *Trapa* в позднемiocеновой флоре Hinterschlagен (Верхние Альпы)».

Среди докладов, сделанных на секции «История ботаники», можно отметить следующие: **T. Majewski** (г. Варшава) «Bolesław Hryniewiecki как историк ботаники»; **A. Zemanek** (г. Краков) «Изучение истории ботаники (Краков, XIX—XX века)»; **T. Vasylyeva, S. Kovalenko** (г. Одесса) «Одесский период в работе известных польских ботаников»; **W. Grębecka** (г. Варшава) «Jean Baptiste Lamarck как ботаник»; **M. Mularczyk** (г. Вроцлав) «Ch. G. Nees von Esenbeck (1776—1858) — ботаник периода немецкого романтизма».

Помимо секционных заседаний на съезде прошло 2 симпозиума. Большое число участников (223) собрал симпозиум «Ботаническое образование на академическом уровне». С докладами на симпозиуме выступили **B. Jackowiak** (г. Познань) «Ботаническое обучение в системе высшего образования в Польше»; **K. Falińska, J. B. Faliński** (г. Беловеж) «Роль польского учебника в преподавании ботаники»; **I. R. Moraczewski** (г. Варшава) «Компьютерные ключи для определения растений и их роль в ботаническом образовании»; **W. Przemysław** (г. Познань) «Internetplant — использование Интернета в преподавании биологии растений», и др. После докладов состоялась оживленная дискуссия.

Второй симпозиум — «Молекулярные основы структуры и функции клетки растения» также привлек внимание многих ботаников (194). На нем было сделано 4 доклада: **Z. Hejnowicz** (г. Катовице) «Как биомеханика проникает в основы биологии растений»; **M. Zenkteler** (г. Познань) «Изучение опыления *in vivo* и *in vitro* у видов, далеких в таксономическом отношении». Автором были исследованы представители семейств *Fabaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae* и *Gramineae*; **M. Stobiecki** (г. Познань) «Мониторинг метаболизма растений посредством масс-спектрометрии — интеграция структуры и функции»; **Z. Szweykowska-Kulińska** (г. Познань) «Наследование органелл у печеночных мхов».

Обзор научной программы 52-го съезда ПБО свидетельствует о многообразии, актуальности и современном уровне проводимых польскими ботаниками исследований. Явно выраженная тенденция к использованию в разных отраслях ботаники новейших, и в частности молекулярных, методов позволяет сделать вывод, что ботаника входит в русло развития молекулярной биологии, и таким образом конкретизировать приведенный в начале статьи девиз съезда: «Ботаника в эпоху молекулярной биологии».



Рис. 1. Эмблема 52-го съезда польского ботанического общества.



Рис. 2. Эмблема Польского ботанического общества — *Carlina onopordifolia*.

Большое число исследований, представленных съезду, говорит о высокой творческой активности польских коллег и о весомом вкладе, вносимом ими в ботаническую науку.

Более детальную, чем представленную в настоящей статье, информацию о тематике проходивших на съезде заседаний можно получить, ознакомившись с тезисами докладов (Botanika..., Materiały..., 2001), имеющимися в Библиотеке Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. Обращает на себя внимание рациональная структура опубликованных материалов съезда. Оглавление их включает только основную рубрикацию (пленарные доклады и названия секций и тем симпозиумов), благодаря чему читатель может быстро найти интересующие его разделы. Тезисы в пределах последних расположены по алфавиту фамилий авторов; названия представленных в тезисах сообщений даны на польском и английском языках. Хорошо была составлена и программа съезда (Botanika..., Program..., 2001), с расписанием заседаний по секциям, таблицами всех заседаний на каждый день, маршрутами экскурсий и другой полезной информацией.

Здесь уместно сказать о символике 52-го съезда ПБО и самого ПБО. Эмблемой съезда (рис. 1) было стилизованное дерево дуба, поскольку в Великопольском регионе, где расположен г. Познань — место проведения съезда, дуб (*Quercus robur* и *Q. petraea*) является основным компонентом широколиственных лесов. Изображение эмблемы имеется на обложке упомянутых выше изданий съезда — Материалах (тезисах) и Программе. Кроме того, почти всю обложку этих изданий занимает фотография дуба, сделанная в разное время года и смонтированная таким образом, что одна половина кроны зеленая, а другая — сухая, без листьев, что, очевидно, символизирует экологическую катастрофу при антропогенных нарушениях окружающей среды. Эмблемой ПБО (рис. 2) является соцветие и листья *Carlina onopordifolia* (Asteraceae) — субэндемика и редкого, занесенного в «Красную книгу Польши» растение, которое встречается еще только в западной Украине. Эта эмблема изображена на последней стороне обложки названных изданий съезда.

Следует отметить прекрасную организацию съезда.

В день открытия съезда был дан концерт в Актовом зале Университета. В перерывах между заседаниями секций была организована продажа ботанической и

биологической литературы, опубликованной разными издательствами Польши. Желавшие могли ознакомиться с компьютерными ключами для определения растений, предназначенными для учебного процесса в биологических учреждениях разного профиля.

После завершения заседаний съезда в течение 2 дней проходили однодневные автобусные экскурсии по 12 маршрутам в пределах Великопольского региона Польши. Экскурсанты знакомились с флорой, растительностью и памятниками культуры. Ботаническими объектами экскурсий были лесные и флористические заповедники, Великопольские дубравы, растительность Великопольского народного парка, растительность озер, Арборетум Института дендрологии Польской Академии наук в Курнике, лишайники и мхи Тухольских боров и др. Экскурсии проводили в основном сотрудники кафедры ботаники Университета с привлечением ведущих специалистов по разным группам растений и растительным сообществам.

Состоялись также короткие экскурсии в г. Познани — в Ботанический сад Университета (который славится своими богатыми коллекциями по родам *Acer* и *Cotoneaster*, самым крупным в Европе альпинарием и так называемыми покровными растениями, защищающими газоны от сорняков), в Дендрарий Сельскохозяйственной Академии для знакомства с коллекциями по роду *Rubus*, а также в оранжереи «Пальмария». Эти принадлежащие городу оранжереи с большим разнообразием пальм и других тропических растений имеют и множество аквариумов. «Пальмарню» горожане могут посещать как с экскурсией, так и в индивидуальном порядке, благодаря их высокой культуре отношения к общественному достоянию.

Подготовка и проведение такого крупного в жизни ботаников Польши форума, как 52-й съезд ПБО, потребовали больших организационных усилий, в особенности со стороны хозяев места его проведения — ботаников г. Познани, а также солидного финансирования. Забота о съезде была возложена на Научный комитет съезда (13 членов), возглавляемый председателем Познаньского отделения ПБО **M. Zenktele**r (одним из членов комитета был и соавтор настоящей статьи — **W. Żukowski**), а также на Организационный комитет (18 членов) и группу, ответственную за экскурсии (31 член).

К организации съезда было привлечено много спонсоров. Взаимодействие перечисленных структур съезда и спонсоров и высокая творческая активность польских ученых, наполнивших научную программу съезда богатым и разнообразным содержанием, принесли съезду несомненный успех.

Благодарности

Выражаем свою искреннюю признательность Главному Совету Польского Ботанического общества, любезно предоставившему через соавтора настоящей статьи **W. Żukowski** официальные данные о 52-м съезде Польского Ботанического общества, а также Ю. Р. Роскову за изготовление сканированных изображений эмблем 52-го съезда и Польского Ботанического общества.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Atlas rozmieszczenia roślin naczyniowych w Polsce. Distribution Atlas of vascular plants in Poland* / A. Zajac, M. Zajac (red.). Kraków, 2001. 716 p.
- Botanika w dobie biologii molekularnej. Materiały sesji i sympozjów 52 Zjazdu Polskiego Towarzystwa Botanicznego. Poznań, 2001.* 217 p.
- Botanika w dobie biologii molekularnej. Program 52 Zjazdu Polskiego Towarzystwa Botanicznego. Poznań, 2001.* 39 p.
- Browicz K. Chorology of Trees and Shrubs in South-West Asia and adjacent regions.* Warszawa, Poznań, 1982—1994, 1996. Vol. 1—10, + Supplement.
- Celka Z. Rośliny naczyniowe grodzisk Wielkopolski (The vascular plants of the earthworks of Wielkopolska)* // *Prace Zakł. Takson. Roślin UAM w Poznaniu.* 1999. N 9. P. 1—159.
- Mechanisms of anthropogenic changes of the plant cover* / B. Jackowiak, W. Żukowski (eds.). Poznań, 2000. 303 p.

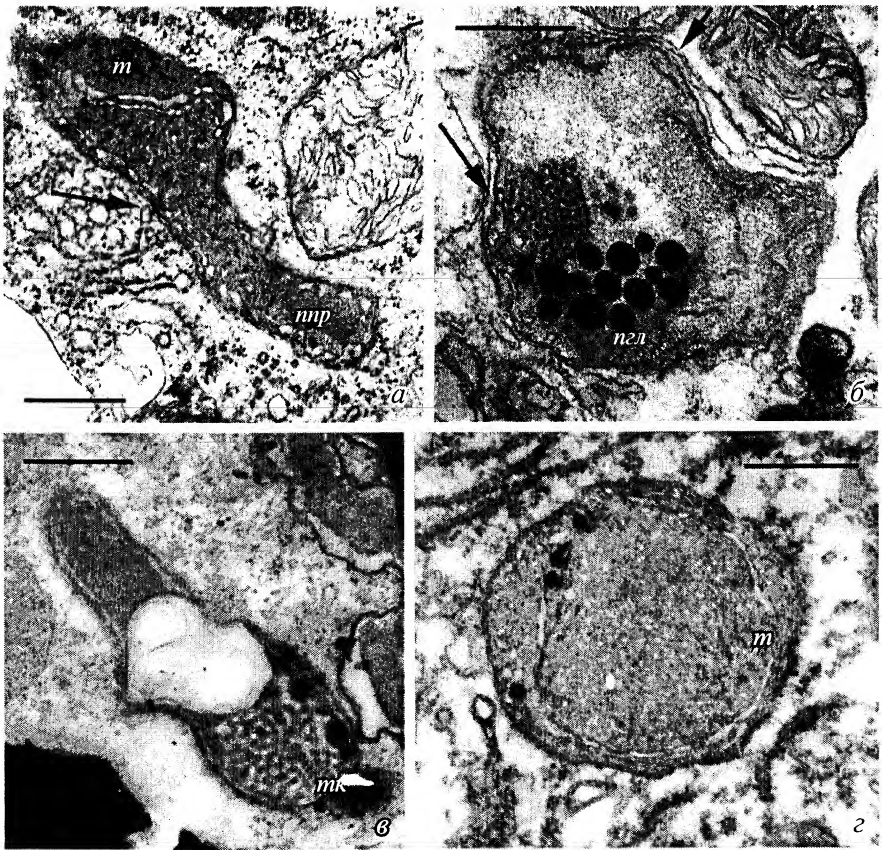


Таблица I. Пластиды в секреторных клетках у представителей сем. *Droseraceae*.

a — *D. lusitanicum*; *б* — *D. rotundifolia*; *в* — *D. muscipula*; *г* — *A. vesiculosa*. *нгл* — пластоглобула; *нпр* — периферический пластидный ретикулум; *т* — тилакоид; *тк* — трубчатый комплекс. Стрелками отмечены контакты цитоплазматического ЭР с наружной мембраной лейкопласта. Масштабная линейка — 0.5 μ m.

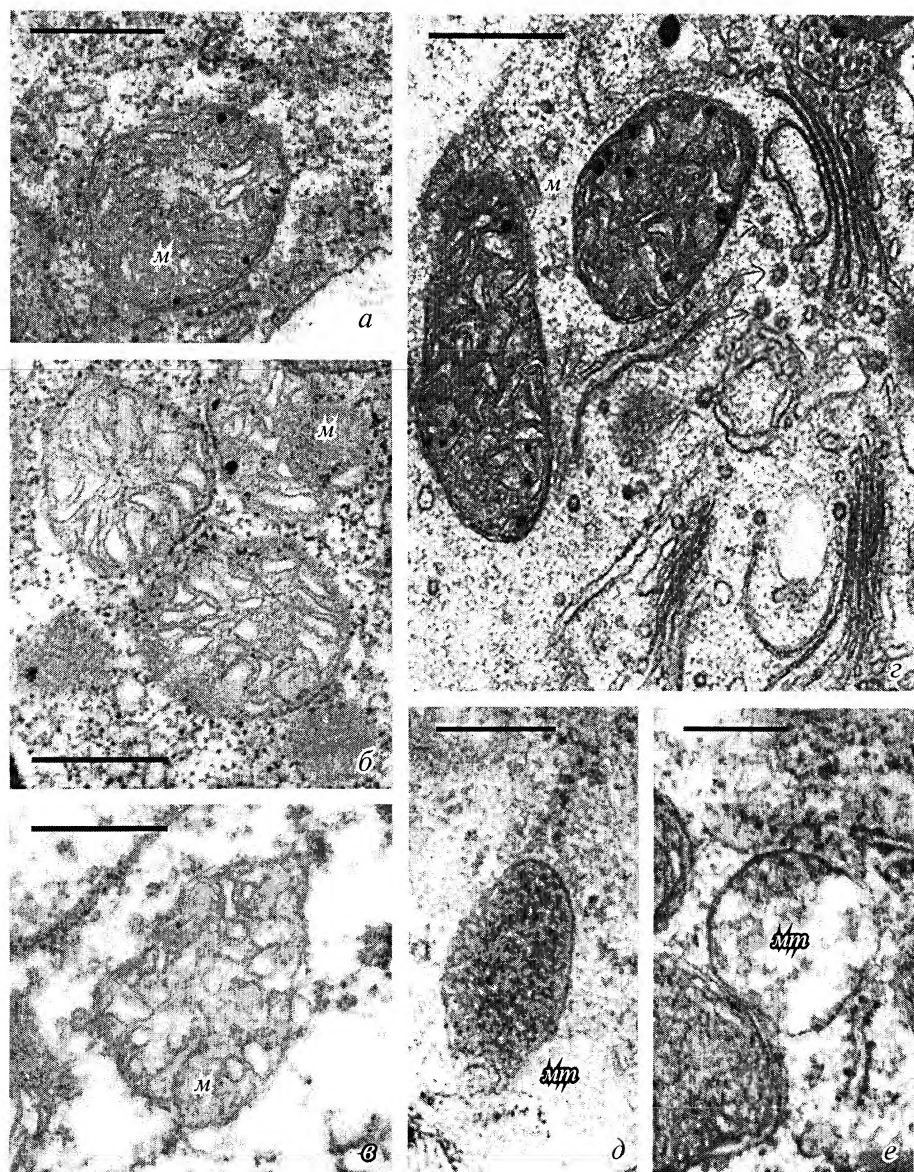


Таблица II. Митохондрии и микротела в секреторных клетках у представителей сем. *Droseraceae*.
 а, з, д — *D. lusitanicum*; б — *D. rotundifolia*; в, е — *A. vesiculosa*. м — митохондрия; mt — микротело. Масштабная
 линейка — 0.5 μ m.

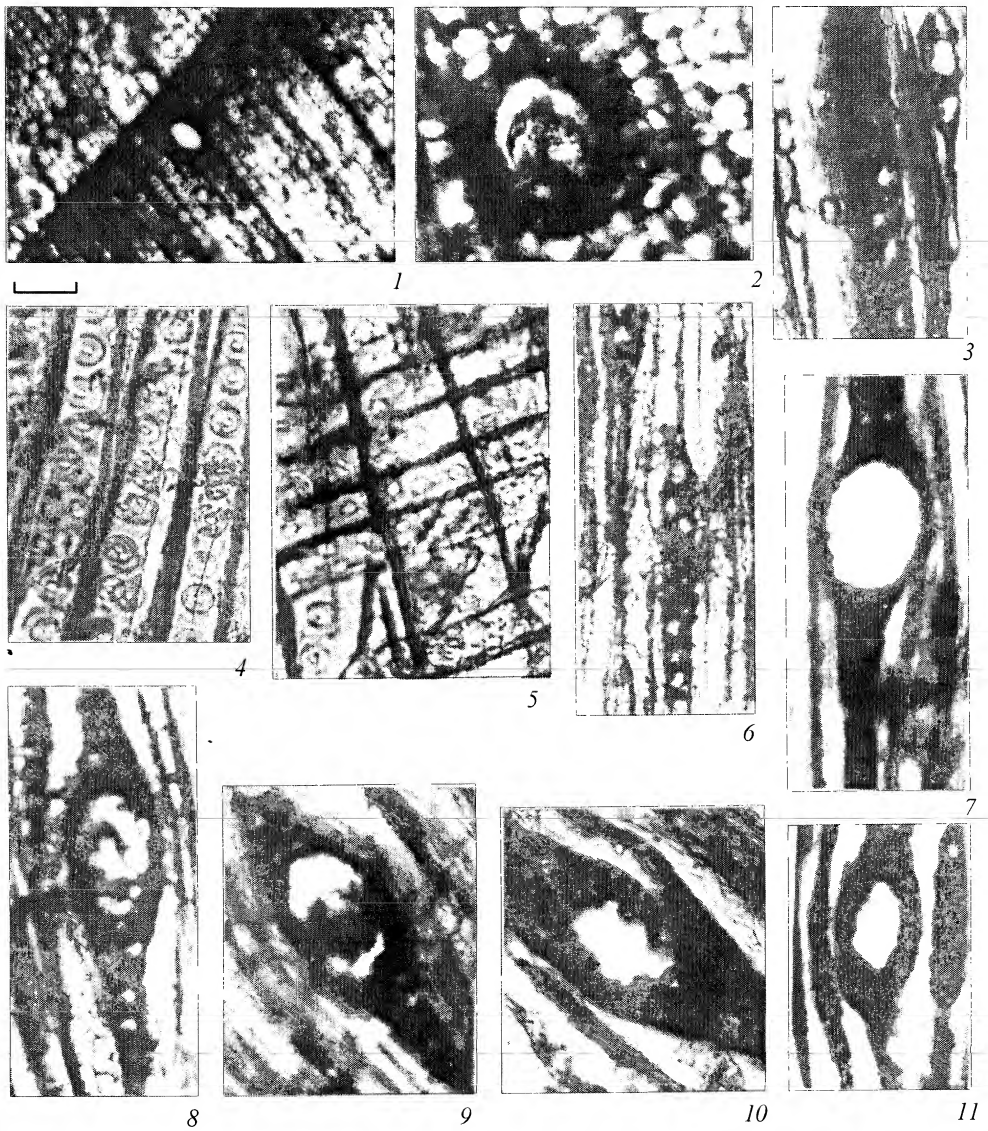


Таблица I. *Piceoxylon pavlovskense*, голотип (образец № 20/28).

Срезы: 1, 2 — поперечный; 4, 5 — радиальный; 3, 6—11 — тангентальный. 1 — годовичное кольцо с вертикальным смоляным ходом и постепенным переходом от ранней древесины к поздней; 2 — вертикальный смоляной ход; 3 — поровость стенок трахеид; 4 — однорядная поровость стенок трахеид; 5 — поровость полей перекреста; 6 — двурядный участок в однорядном луче; 7—10 — горизонтальный смоляной ход в луче; 11 — горизонтальная циста. Масштабная линейка: 1 — 285 мкм; 2, 4, 6—11 — 48 мкм; 3, 5 — 30 мкм.

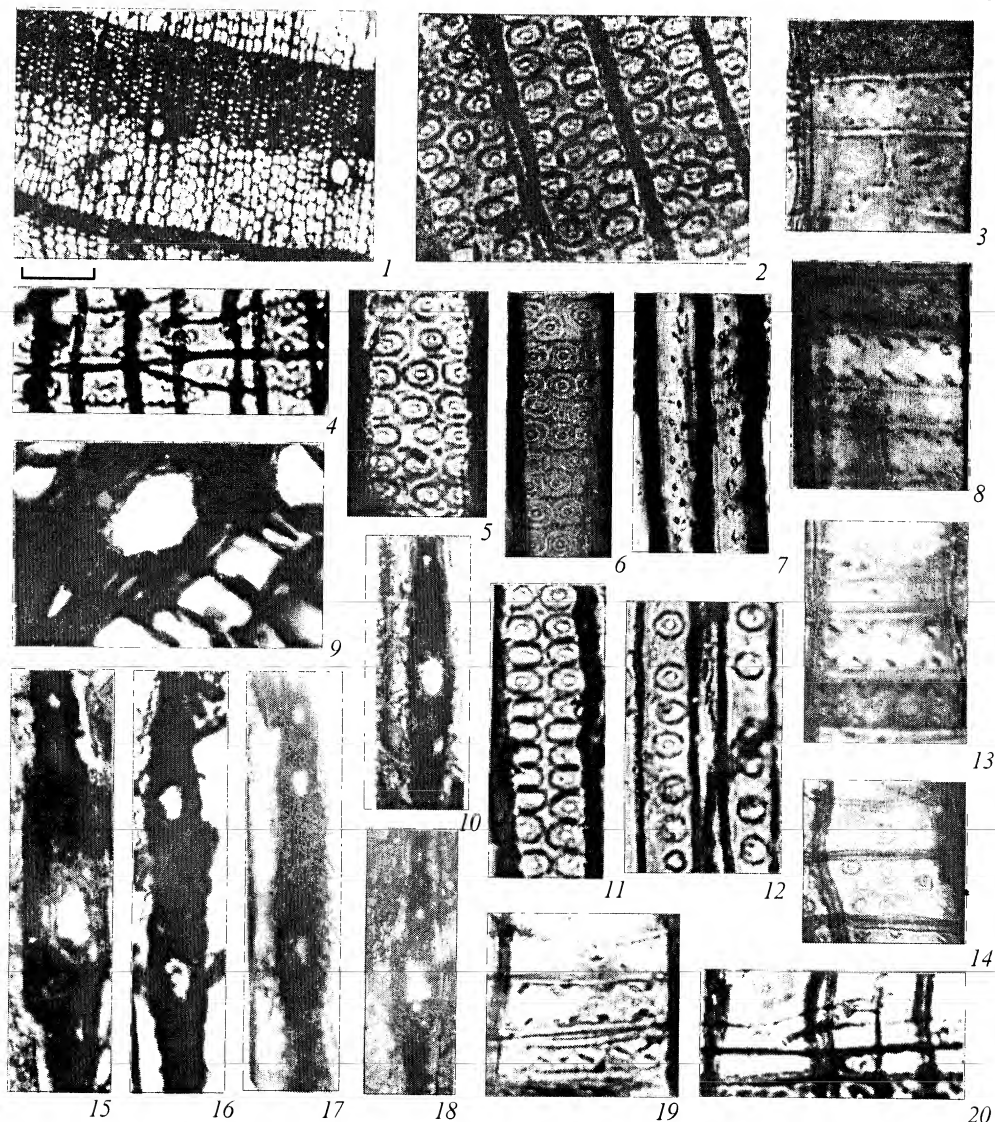


Таблица II. *Laricinoxylon pavlovskense*, голотип (образец № 20/14).

Срезы: 1, 9 — поперечный; 2—6, 8, 11—14, 19, 20 — радиальный; 7, 10, 15—18 — тангентальный. 1 — вертикальные смоляные ходы в годичном кольце; 2, 5, 6 — трехрядная поровость стенок трахеид; 3, 8, 13, 19 — поровость полей перекреста; 13, 19, 20 — краевая лучевая трахеида; 4 — луч из лучевых трахеид; 7 — поровость стенок трахеид; 9 — вертикальный смоляной ход; 10, 15, 18 — горизонтальный смоляной ход в луче; 11 — двурядная поровость стенок трахеид; 12 — однорядная поровость стенок трахеид; 14 — поры на стенках лучевых трахеид; 16 — 2 и 17 — 3 горизонтальных смоляных хода в луче. Масштабная линейка: 1 — 285 мкм; 2, 4—7, 9—12, 16—18 — 48 мкм; 3, 8, 13—15, 19, 20 — 30 мкм.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2003. VOL. 88. N 1)

Page

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of <i>Rosaceae</i> . 14. <i>Coleogyne</i> and <i>Kageneckia</i>	3
Yurtseva O. V., Kramina T. E. Variability of species of the subsection <i>Polygonum</i> of the genus <i>Polygonum</i> (<i>Polygonaceae</i>) in connection with their possible hybridization	9
Sheremetjev S. N. Water regime of herbaceous plants on a soil moisture gradient. IV. Osmotic pressure	26
COMMUNICATIONS	52
Orlova T. Yu., Shevchenko O. G., Gogorev R. M. The genus <i>Chaetoceros</i> (<i>Bacillariophyta</i>) in the Far Eastern seas of Russia	52
Muravnik L. E., Ivanova A. N. Ultrastructural features of leaf glands in <i>Droseraceae</i> relative to synthesis of naphthoquinones. 2. Cytoplasm	59
Telyatnikov M. Yu. Comparison of latitudinal elements of <i>Carex-Hylocomium</i> moss tundra coenofloras of Yamal and Taymyr	69
Smagin V. A. On successions during formation and development of mires in places of shallow lakes (Leningradskaya Region)	76
SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA	88
Blokhina N. I., Bondarenko O. V., Snezhkova S. A. New species of <i>Pinaceae</i> from Pliocene of Southern Primory'e (Russian Far East) identified from wood	88
Yakovlev G. P., Egorova T. V., Goncharov M. Yu. On typification of the genus <i>Alhagi</i> (<i>Fabaceae</i>)	101
Sančzir Cz. New taxa of the genus <i>Caragana</i> (<i>Fabaceae</i>) from the Middle Asia	106
Aseyeva L. A. New variety and new combinations in the genus <i>Veronica</i> (<i>Scrophulariaceae</i>) of flora of Russia	109
FLORISTIC FINDINGS	111
Zhurbenko M. P. New and rare lichen species (<i>Lichenes</i>) from Sakha-Yakutiya Republic and Magadan Region	111
Patova E. N., Ulle Z. G. Finding of <i>Isoëtes lacustris</i> (<i>Isoëtaceae</i>) in the north-eastern European Russia	118
Muldashev A. A. Floristic records in Bashkortostan (Russia)	120
CHROMOSOME NUMBERS	130
Lomonosova M. N., Krasnikov A. A. Chromosome numbers of the genus <i>Chenopodium</i> (<i>Chenopodiaceae</i>) in Siberia	130
SCIENCE HISTORY	132
Saksonov S. V., Koneva N. V. Three botanists: Sofinsky, Kalinin and Lipschitz	132
JUBILEES AND MEMORIAL DATES	140
Safronova I. N., Yurkovskaya T. K. Tamara Georgievna Polozova (on the 70-years anniversary)	140
Index of new plant names	145
CRITICS AND BIBLIOGRAPHY	146
Zhilin S. G., Jiao Yu (Yu Jiao), Li Chengsen (Cheng-Sen Li). Yunnan ferns of China. Beijing, 2001. 238 p.	146
Pimenov M. G., Sytin A. K., Kljuykov E. V. New Iranian works in field of systematic and floristic botany	149
CHRONICLES	154
Egorova T. V., Żukowski W. W. On the 52nd Conference of the Polish Botanical Society (23—28 September, 2001, Poznan, Poland)	154

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2003. Т. 88. № 1)

Стр.

Лотова Л. И., Тимонин А. К. Анатомия первичной и вторичной коры <i>Rosaceae</i> . 14. <i>Co-leogyne</i> и <i>Kageneckia</i>	3
Юрцева О. В., Крамина Т. Е. Изменчивость видов подсекции <i>Polygonum</i> рода <i>Polygonum</i> (<i>Polygonaceae</i>) в связи с возможной гибридизацией	9
Шереметьев С. Н. Водный режим травянистых растений на градиенте влажности почвы. IV. Осмотическое давление клеточного сока	26
СООБЩЕНИЯ	52
Орлова Т. Ю., Шевченко О. Г., Гогорев Р. М. Род <i>Chaetoceros</i> (<i>Bacillariophyta</i>) в даль-невосточных морях России	52
Муравник Л. Е., Иванова А. Н. Особенности ультраструктуры листовых железок у <i>Droseraceae</i> в связи с синтезом нафтохинонов. 2. Цитоплазма	59
Телятников М. Ю. Сравнение широтных элементов ценофлоры осоково-гилокомиевых тундр Ямала и Таймыра	69
Смагин В. А. О сукцессиях при образовании и развитии болот на месте малых озер (Ленинградская область)	76
СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ	88
Блохина Н. И., Бондаренко О. В., Снежкова С. А. Новые виды <i>Pinaceae</i> из плиоцена Южного Приморья (Дальний Восток России), установленные по древесине	88
Яковлев Г. П., Егорова Т. В., Гончаров М. Ю. О типификации рода <i>Alhagi</i> (<i>Fabaceae</i>)	101
Санчир Ч. Новые таксоны рода <i>Caragana</i> (<i>Fabaceae</i>) из Средней Азии	106
Асеева Л. А. Новая разновидность и новые комбинации в роде <i>Veronica</i> (<i>Scrophularia-ceae</i>) флоры России	109
ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ	111
Журбенко М. П. Новые и редкие виды лишайников (<i>Lichenes</i>) из Республики Саха-Яку-тия и Магаданской области	111
Патова Е. Н., Улле З. Г. Находка <i>Isoetes lacustris</i> (<i>Isoetaceae</i>) на северо-востоке Евро-пейской России	118
Мулдашев А. А. Флористические находки в Башкортостане (Россия)	120
ЧИСЛА ХРОМОСОМ	130
Ломоносова М. Н., Красников А. А. Числа хромосом видов <i>Chenopodium</i> (<i>Chenopodia-ceae</i>) в Сибири	130
ИСТОРИЯ НАУКИ	132
Саксонов С. В., Конева Н. В. Три ботаника: Софинский, Калинин и Липшиц	132
ЮБИЛЕИ И ДАТЫ	140
Сафронова И. Н., Юрковская Т. К. Тамара Георгиевна Полозова (к 70-летию со дня рождения)	140
Указатель новых названий растений	145
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	146
Жилин С. Г. Цзю Ю (Ю Цзю), Ли Ченсень (Чен-Сень Ли). Папоротники провинции Юньнань (Китай). Пекин, 2001. 238 с.	146
Пименов М. Г., Сытин А. К., Клейков Е. В. Новые иранские работы в области систе-матики и флористики	149
ХРОНИКА	154
Егорова Т. В., Жуковски В. В. О 52-м съезде Польского Ботанического общества (23—28 сентября 2001 г., Познань, Польша)	154